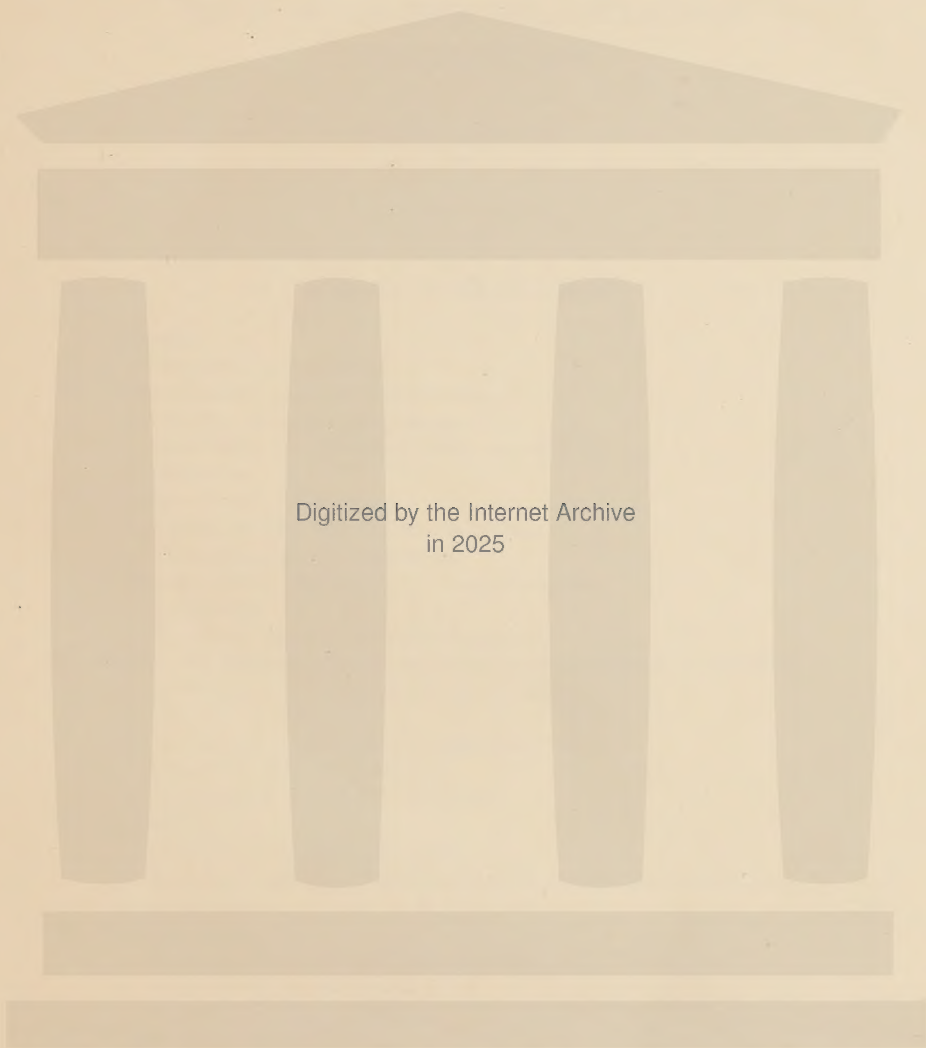
Vol. 1, No. 1 March 30, 1923

九州帝國大學
農學部紀要

JOURNAL
OF THE
DEPARTMENT OF AGRICULTURE
KYUSHU IMPERIAL UNIVERSITY
FUKUOKA, JAPAN



PUBLISHED BY THE UNIVERSITY



Journal of the Department of Agriculture, Kyushu Imperial University Vol. 1, No. 1
March 30, 1923

ÜBER DIE WIRKUNGEN DER ELEKTRISCHEN REIZUNG AN DEN PFLANZLICHEN ZELLGEBILDEN

Riichiro KÔKETSU

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG

Während es auf dem Gebiete der Tierphysiologie bereits eine umfangreiche Literatur über die Elektrophysiologie gibt, ist das auf dem Gebiete der Phytophysiologie nur in beschränktem Masse der Fall. Es erschien mir daher wünschenswert, weitere Untersuchungen über diesen Gegenstand auszuführen, und das umsomehr als ich der Ansicht bin, dass das Studium der Phytoelektrophysiologie, weil die pflanzlichen Organismen im allgemeinen einfacher gebaut sind als die tierischen und daher die Lebensvorgänge leichter analysiert werden können, gleichzeitig günstige Ergebnisse auch für das Allgemeingebiet der Physiologie zeitigen wird.

II. VERSUCHSMATERIAL UND METHODE

Für das Studium der Reizwirkungen leisten selbstverständlich die mit beweglichen Organen versehenen Objekte besonders gute Dienste. Deswegen bediente ich mich vorwiegend der nachstehenden Pflanzen als Versuchsmaterial (163)*: 1) *Mimosa pudica*, L. (Blattgelenk), Topfpflanzen, 2) *Mazus Miquelli* MAK. (Narbe) (166), meist Stecklinge im Wasser, 3) *Cissus japonica*, WILLD. (Ranken), Topfpflanzen und Stecklinge im Wasser, 4) *Cucurbita Pepo*, L. var. *Toonas*, MAK. (Ranken) Stecklinge im Wasser, 5) *Vicia Faba*, L. (Keimwurzel), Keimlinge, 6) *Phaseolus vulgaris*, L. (keimwurzel), Keimlinge, 7) *Pisum sativum*, L. (Keimwurzel) Keimlinge, 8) *Raphanus sativum*, L. (Keimwurzel) Keimlinge, 9) *Chara foetida*, BR. (Internodalzellen und Spermatozoiden), 10) *Tradescantia virginica*, L. (Staubblätterhaarzellen), 11) *Rhoeo discolor*, HENCE. (Epidermiszellen des Blattes) 12) *Isoetes japonica*, AL. BR. (Spermatozoiden), 13) *Funaria* sp. (Spermatozoiden), 14) *Saprolegnia* sp. (Schwärmsporen). Weiteres gelegentlich zu Versuchen herangezogenes

* Die Zahlen sind Literaturangaben (vgl. Literaturverzeichnis).

Material wird an den entsprechenden Stellen im Text aufgeführt werden.

Zur elektrischen Reizung bediente ich mich sowohl des konstanten Stroms, als auch des Induktionsstroms, wie es in der Tierphysiologie üblich ist. Der erstere wurde in der Regel mittels der unpolarisierbaren ÖKER-BLOM'schen Kalomelelektroden (177) von einer Reihe von Akkumulatoren abgeleitet. In Fällen, in denen ein sehr starker Strom nötig war, wurde der Gleichstrom (100 Volt) aus der Centrale, unter Einschaltung eines starken Rheostats, aus welchem durch Verschiebung eines Schleifkontaktes 5–55 Volt entnommen werden konnten, benutzt. Die Stromstärke wurde, wenn es nötig war, weiter durch einen in den Stromkreis direkt eingeschalteten Flüssigkeitswiderstand, nämlich eine mit Wasser gefüllte, glaswandige Rinne, ca. 1 Meter lang, 1.5 cm. breit und tief, reguliert. Die Einschaltung dieses Widerstandes geschah gewöhnlich mit Platindraht, bei lang andauernder Durchströmung aber mit OKER-BLOM'schen Elektroden.

Der Induktionsstrom wurde stets mittels eines Induktoriums nach PORTER (230 P. 35) erzeugt; als Stromquelle diente für gewöhnlich ein Akkumulator (2 Volt), gelegentlich wurden aber auch 2 solche Akkumulatoren benutzt. Auch hier wurden vorwiegend unpolarisierbare Elektroden, nur ab und an Platinelektroden in Anwendung gebracht. Näheres über die Versuchsanordnungen wird an den entsprechenden Stellen im Text angegeben werden.

III. FORMÄNDERUNGEN DURCH ELEKTRISCHE REIZUNG

Die Einwirkung des elektrischen Stromes auf pflanzliches Material wurde schon verschiedentlich studiert, und wissen wir, dass das Blattgelenk von *Mimosa pudica* (32) mit Blattsenkung, das *Dionaea*-Blatt mit Zusammenklappen (42), die Ranken mit Krümmung (185) und das strömende Plasma der Characeen mit Stillstand (123) reagieren u.s.w. Es fragt sich nun, ob diese Reaktionen der Kontraktion tierischer Zellen und Gewebe entsprechen oder nicht.

1. REAKTION DES STRÖMENDEN PLASMAS

An Rhizopoden ist es häufig beobachtet worden, dass die Protoplasmabewegung durch elektrische Reizung sistiert wird und das gereizte Protoplasma sich zusammenballt (60, 240–242). Eine derartig Erregungsreaktion tritt auch in pflanzlichen Zellen auf, wie das bereits an dem zirkulierenden Plasma der Staubblätterhaarzellen von *Tradescantia virginica*, dem rotierenden Plasma der Characeen und an anderen

Gewächsen (20, 35, 62, 125, 128, 238, 257, 12) beobachtet wurde. Ich selbst habe einige Untersuchungen über diese Erscheinungen der Plasmaströmung in den Internodalzellen von *Chara foetida* und in den Haarzellen der Staubblätter von *Tradescantia virginica* angestellt. GAIDUKOW (85) beobachtete die Haarzellen der *Tradescantia* ultramikroskopisch und konstatierte, dass die Plasmakörner in der lebenden Zelle eine lebhafte BROWN'sche Bewegung zeigen, dagegen in der getöteten gänzlich stillstehen, eine Erscheinung, die sich durch meine Beobachtungen bestätigt. Wenn man nämlich ein frisches Haar in's Wasser zwischen Deck- und Objektglas bringt, so sieht man die Bewegung der Plasmakörner unter Dunkelfeldbeleuchtung viel deutlicher als gewöhnlich; die Körner bewegen sich fort, lebhafte BROWN'sche Bewegung zeigend. Das gleiche Bild sieht man auch ziemlich deutlich an dem Material, welches frei vom Wasser zwischen zwei mit Wasser benetzten Fliesspapierstückchen auf dem Objektglas hinübergebrückt ist, eine Anordnung, die vorteilhaft zum Studium der elektrischen Reizwirkung ist.

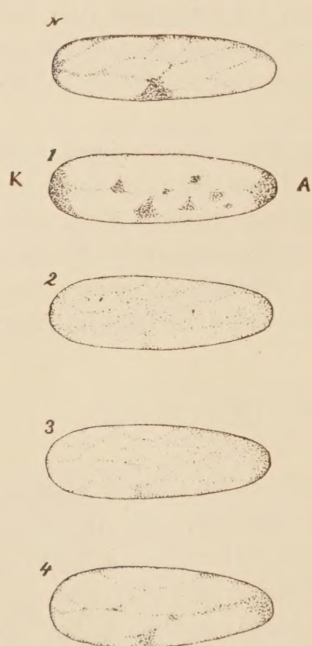


Fig. I. Ultramikroskopische Bilder einer Haarzelle von *Tradescantia virginica*. N. Normales Bild. I. direkt nach elektrischer Reizung (Induktionsstrom, Rollenabst. 6 cm) 2. 3. 4. nach 5, 10, 15 Minuten. A. Anodenseite. K. Kathodenseite.

Das normale Bild des strömenden Protoplasmas verändert sich bald durch elektrische Reizung. Wenn der Reiz schwach oder mässig stark ist, so sieht man die zirkulierenden Plasmakörner zeitlich sich verlangsamen bzw. zusammenballen oder sistieren, ohne dass die BROWN'sche Bewegung derselben aufhört. Diese Reaktion lässt aber allmählich nach (Fig. 1). Wenn der Reiz sehr stark ist, steht die Strömung plötzlich still. Auch die BROWN'sche Bewegung der Körner hört entweder allmählich oder sofort auf. Es wird dabei allerdings alles in der Zelle für immer sistiert, d. h. das Leben des Plasma's hat aufgehört. Es kann also das Plasma sich von der Wirkung einer Reizung noch erholen, wenn diese Wirkung nicht von einem Stillstande der BROWN'schen Bewegung begleitet ist (vgl. VELTEN 238). VELTEN (238) beobachtete in den Zellen der *Chara foetida* bei einer starken elektrischen Reizung eine

Abrundung der im Primordialschlauch sitzenden langgestreckten Chlorophyllkörper und gleichzeitig eine Kontraktion des Primordialschlauches. Diese Erscheinung wurde stets von einer nicht reversiblen Sistierung des strömenden Plasmas begleitet. Die Kontraktion des Primordialschlauches sah er auch an den Haarzellen von *Tradescantia zebrina*, an Kambiumzellen von *Sida Napaea* und an Brennhaaren von *Urtica urens*, und meinte, dass diese Erscheinung ein letztes Lebenszeichen darstellt. Ich konnte auch an den Haarzellen von *Tradescantia virginica* durch einen starken Induktions- oder Gleichstrom ein Entweichen des Primordialschlauches von der Zellwand, auf welche in keinem Falle eine Erholung eintrat, beobachten und das besonders deutlich unter Dunkelfeldbeleuchtung. Andererseits konnte ich bei *Chara foetida* eine Abrundung der im Plasmaschlauch eingebettenen Chlorophyllkörner und Entweichen des Primordialschlauches von der Zellwand, die bis zum gewissen Grade erholbar waren, vornehmlich an den Polenden der Zelle, beobachten. Ein ähnliches Entweichen des Plasmas, oder eine Pseudoplasmolyse, konnte ich auch am Filament von *Spirogyra* sp. oder an einem Stück Epidermis von *Rhoeo discolor*, durch Anwendung eines relativ starken Stroms, beobachten. Obwohl diese Wirkung in der Mehrzahl der Fälle lebensgefährlich war, so konnten sich doch, wenn die plasmatische Veränderung nicht zu stark war, die betreffenen Zellen häufig gänzlich erholen (vgl. GARDINER 87, 88). Es sei hier auch an die sog. Reizplasmolyse erinnert (vgl. PFEFFER 189, 2–Bd. P. 450), eine Erscheinung, die in einem durch mechanischen Reiz verursachten Sichzurückziehen des pflanzlichen Protoplasmas von der Zellhaut besteht und über die im Kapitel XII eingehender behandelt werden wird.

HÖRMANN (123 P. 78) betonte vom Standpunkte des Energiewechsels einen Unterschied zwischen der Stillstandsreaktion der *Nitella* Zellen und der Kontraktion der Muskelfasern, eine Meinung, welcher ich nicht zustimmen kann. Denn wenn die Protoplasmaströmung der Pflanzenzellen als eine Expansion, analog dem Ausstrecken der Pseudopodia, einem Vorfliessen des Protoplasmas bei den Rhizopoden betrachtet werden könnte, so würde die Stillstandsreaktion einem Zurückhalten der Expansion und einer abortiven Kontraktion der Pseudopodia, sowie der erschlaffenden Muskelzelle entsprechen, und könnte dann qualitativ als eine kontraktile Erregung angesehen werden.

Andererseits sieht man manchmal ausser dieser stromstillenden Reaktion auch einen entgegengesetzten Reizerfolg (228, 238). VELTEN (238) konstatierte in den Blattzellen von *Vallisneria spiralis* eine Beschleunigung der Plasmaströmung bei Reizung mit einem schwachen

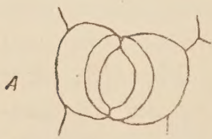
Induktionsstrom. Er neigte dazu die Ursache nicht direkt in der primären Reizwirkung des Stromes, sondern in der beschleunigenden Wirkung der Wärme, die dem grossen Leitungswiderstand des Materials entsprechend elektrothermisch erzeugt werden soll, zu suchen. Ich konnte auch bei *Chara* und *Tradescantia* eine solche Beschleunigung der Plasmaströmung konstatieren; möchte sie aber als eine polare Reizwirkung auffassen (vgl. Kapitel X).

2. KONTRAKTION DER PFLANZLICHEN ZELLEN UND GEWEBE

Die Kontraktion als Reizerfolg tritt in tierischen Zellen und Geweben sehr häufig auf und zwar nicht nur in den fibrillär differenzierten Zellen, wie Muskelfasern, sondern auch in den nicht fibrillär differenzieten, wie Rhizopoden (60, 91, 240, 241, 242), Ciliaten (201, 222) usw. In der Phytophysiologie wurde aber dieser Erscheinung bis jetzt wenig Aufmerksamkeit geschenkt, obgleich man doch von einer Verkürzung des Gewebes bei Reizkrümmung der Ranken (68, 69, 158, 159. 245, 249), einer Kontrahierung des Gewebes bei Senkung der *Mimosa*-Blätter (87, 196) und dergleichen spricht. Es erscheint daher wünschenswert die Verbreitung dieser Erscheinung im Pflanzenreich näher zu studieren. Freilich wird hier die Kontraktion, wenn auch vorhanden, abgesehen von den wenigen eben erwähnten speciellen Fällen, im allgemeinen geringfügig sein, weil die pflanzliche Zelle von einer relativ starren Membran umgeben ist.

a. Versuch an dem Spaltöffnungsapparat

Wenn man ein Epidermisstück aus einem mässig turgescierenden Blatte von *Tradescantia virginica* oder *Rhoeo discolor* zwischen beide Pinseln der DETMER'schen Elektroden (52 P. 70) einlegt und darauf einen ziemlich starken Induktionsstrom wirken lässt, so sieht man, dass nach einigen Sekunden die anfangs weit offenen Spaltöffnungen sich allmählich verkleinern und endlich in einigen Minuten zusammenschliessen. Diese Veränderung ist reversibel bei nicht zu starker Reizung und bei mässiger, nicht zu starker Feuchtigkeit. Die Gewebestücke bleiben noch lange Zeit nach der Reizung normal gefärbt (Fig. 2). Die erwähnte Reizwirkung ist wohl darauf zurückzuführen, dass der Turgor der mässig turgescierenden Schliesszellen der Stomata durch



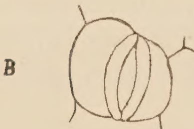


Fig. 2. Ein Spaltöffnungsapparat der *Tradescantia virginica*. A. normal. B. gereizt, nach 1 Min.

elektrische Reizung vermindert wird und so diese Zellen sich kontrahieren.

In einem stark turgescierenden Gewebestücke pflegen die Spaltöffnungen verkleinert oder geschlossen zu sein, was zweifellos darauf zurückzuführen ist, dass der Turgor benachbarter Epidermis- und Parenchymzellen stark zunimmt, und dadurch der Widerstand der Schliesszellen überwunden wird, obwohl auch der Turgor der letzteren vergrössert ist (vgl. 52 P. 95). Wird nun solch ein Material mit einem Induktionsstrom gereizt, so beginnt nach einigen Sekunden die Eröffnung und Erweiterung der Spaltöffnungen bemerkbar zu werden. Diese Erscheinung ist auch reversibel. Die Ursache dieser Wirkung wird natürlich darin liegen, dass der überwiegende Turgor der benachbarten Zellen durch elektrische Reizung verkleinert wird.

Wir wissen auch, dass das Parenchym des *Mimosa*-Blattgelenks sich durch elektrische Reizung deutlich kontrahiert, was eine Blattsenkung verursacht. Ob eine derartige Erscheinung auch an einem gewöhnlichen, nicht beweglichen Organe direkt festzustellen sei, davon soll im nächsten Abschnitt verhandelt werden.

b. Versuch an dem Markgewebe

Wird ein Stück Markgewebe von *Tradescantia virginica* oder *Ricinus communis*, das man zuvor in Wasser möglichst stark hat turgeszieren lassen, mit einem Induktionsstrom oder einem konstanten Strom gereizt, so entsteht eine vorübergehende langsame Kontraktion des Gewebes als Reizfolge. Allerdings ist diese Reaktion zu klein, um makroskopisch beobachtet zu werden; daher benutzte ich eine Versuchsanordnung wie

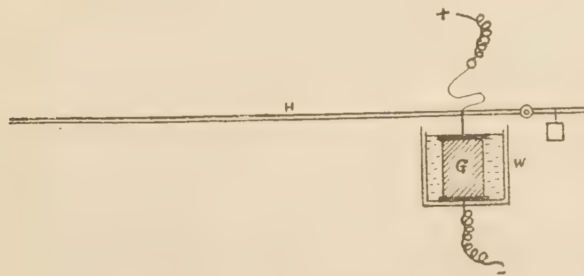


Fig. 3. Erklärung im Text.

in Figur 3 angegeben. Das Gewebestück (G) liegt in einem kleinen mit Wasser gefüllten Glasgefässe (W) und zwischen zwei Platinplatten, deren obere gelenkig mit einem ca. 30 mm, langen leichten Hebel (H) mittelst eines festen Platindrahts verbunden ist, sodass die Bewegung des Gewebestückes zum Hebel übertragen werden kann. Die Bewegung der

Hebelspitze wird durch ein mit einem Okularmikrometer versehenden Horizontalmikroskop beobachtet. Die echte Grösse der Bewegung des Gewebes kann leicht aus der Hebel- und Mikroskopvergrösserung berechnet werden. Beispiele der Versuchsresultate :

(1) Ein Markstück von *Ricinus communis*. Länge 1 cm. Breite 3×2 mm. Reizung: ein Öffnungsinduktionsschlag, Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 0 cm.; Zimmertemperatur 24–25°C; Vergrösserung: am Hebel ×15, am Mikroskop ×60 (1 mm. entspricht 60 Mikroskalen), im ganzen: ×900.

Resultat: Maximale Mikroskalenverschiebung 96 Skalen; also echte Verkürzung des Gewebes 96/900 od. 0,1066 mm.; Prozentsatz der Längsverkürzung 1,066 %.

(2) Ein Markstück von *Tradescantia virginica*. Länge 1 cm. Breite 3×3 mm. Reizung: konstanter Strom, Stromstärke ca. 0.05 Milliampère; Zimmertemperatur 24–25°C; Vergrösserung wie oben.

Resultat: Maximale Skalenverschiebung im Mikroskop 91; also echte Verkürzung des Gewebes 91/900 od. 0,1011 mm.; Prozentsatz der Längsverkürzung 1,011 %.

Es war also mit Sicherheit eine, wenn auch geringfügige Kontraktion des sonst nicht beweglichen Pflanzengewebes durch elektrische Reizung direkt nachweisbar.

c. Versuch an der Keimwurzel

Es ist bereits von einigen Autoren (57, 66, 170) konstatiert, dass der elektrische Strom hemmend auf das Wachstum der Keimwurzeln wirkt. Aber diese beobachtete Erscheinung war meist eine die galvanotropische Krümmung begleitende; andererseits ist diese Krümmung der Keimwurzeln grösstenteils eine Schädigungserscheinung, wie unten im Kapitel XI näher dargetan werden wird, sodass es fraglich ist, ob nicht jene Hemmungswirkung ebenso eine Schädigungserscheinung sei. Ich hielt es daher für notwendig darüber einige kritische Studien anzustellen.

Um einen elektrischen Strom longitudinal durch eine Keimwurzel zu leiten und das Wachstum derselben im Wasser mikroskopisch zu beobachten, wurde eine Versuchsanordnung wie in Figur 4 zusammengestellt. Ein 6 cm. langes und 1×4 cm. breites viereckiges Glasgefäss (E_2), wurde nach dem Prinzip der OKER-BLOM'schen Elektrode mit Quecksilber, Kalomel und verdünnter Kochsalzlösung (ca, 0,35%) gefüllt. Dieses Gefäss diente einerseits als unpolarisierbare Elektrode und andererseits als Behälter für die Keimwurzel. Der Wachstumsvorgang der Wurzel wurde mit einem Horizontalmikroskop beobachtet. Ein ca. 3–5 cm. langer Keimling von *Phaseolus vulgaris* wurde auf einem Stativ fixiert, sodass seine Keimwurzel vertikal in der Kochsalzlösung des ebenerwähnten Gefässes lag, während sein Hypokotylteil möglichst allseitig mit dem

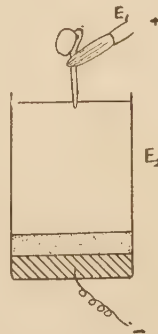


Fig. 4. Erklärung im Text.

Pinsel einer OKER-BLOM'schen Elektrode umgeben wurde. Eine aus dem Sägemehl herausgenommene Keimwurzel wächst in der Lösung zuerst schnell, dann langsamer und endlich mit einer fast konstanten Geschwindigkeit. Das anfänglich schnelle Wachstum beruht wohl grösstenteils auf Turgordehnung des Gewebes durch Übertragung in die Lösung. Erst nachdem ein konstantes Wachstum der Wurzel eingetreten war, wurde ein Induktionsstrom oder Gleichstrom meist absteigend hindurchgeleitet. Bei einem genügend starken Strom ist eine zeitweilige Verzögerung oder Sistierung des Wachstums und bei einem noch stärkeren, aber noch nicht schädlichen, häufig sogar eine vorübergehende Verkürzung der Wurzel zu beobachten. Es scheint aber ein ziemlich starker Strom nötig zu sein, um eine merkliche Beeinflussung des Wachstums zu erzeugen.

Es seien hier zwei Beispiele aus den Versuchsprotokollen angeführt. Die angegebenen Zahlen zeigen die Verlängerung der Wurzel in Skalen des Okularmikrometers* während je 5 Minuten, die dicke Ziffer die Verlängerung während der ersten 5 Minuten nach der Reizung zeigt; das Minuszeichen bedeutet eine Verkürzung.

(a) Ein Keimling von *Phaseolus vulgaris*, gereizt mit Öffnungsinduktionsschlag; Stromrichtung absteigend; Stromquelle 2 Volt; Rollenabstand 0 cm.

Zahl der Schläge	Beobachtung (vor dem Reiz)	Beobachtung (nach dem Reiz)
1	8---6---4---3---2---3---2---	---**2**---2---2---2---2---2
2	2---2---2---2---2---2---	---**0,5**---2---2---2---2---2
3	2---2---2---2---2---2---	---**0**---2---2---2---2---2

Reiz

(b) Ein Keimling von *Phaseolus vulgaris*, gereizt mit konstantem Strom. Stromrichtung absteigend, Stromdauer 1 Min.

Volt	Stromstärke in Milliampère	Beobachtung (vor dem Reiz)	Beobachtung (nach dem Reiz)
10	0,1	2---2---2---2---	---**2**---2---2---2---2
20	ca. 0,2	2---2---2---2---	---**0**---2---2---2---2
40	0,4	2---2---2---2---	**–3**–1---5---2---2---2

Reiz

Es wird also das Wachstum der Keimwurzel durch elektrische Reizung gehemmt und, da diese Hemmung bald nach der Reizung verschwindet, ist sie wohl als eine Reizerscheinung anzusehen und als Ursache dieser Beeinflussung der elektrischen Reizung auf das Wurzelwachstum ist in erster Linie an die Turgorverminderung des gereizten Gewebes zu denken.

---

* 1 Skala entspricht 1/60 mm.

3. DISKUSSION

Auf die Kontraktion der Zellen und Gewebe durch elektrische Reizung an dem *Mimosa*-Gelenk, der *Mazus*-Narbe und *Cissus*-Ranke wird noch später des Näheren eingegangen werden. Diese Kontraktion der Zelle sowie die obenerwähnte Sistierung der Plasmaströmung infolge der elektrische Reizung kommen ebenso auch durch anderartige Reizunngen zustande und werden von der Negativitätswelle begleitet, wie es z. B. an einer *Nitella*-Zelle (123), dem Gelenkpolster (32) u. a. nachgewiesen worden ist. Sie sind daher zweifellos ein Ausdruck der Erregung des Protoplasmas anzusehen.

Wie allgemein anerkannt, liegt nun den Bewegungen des Gelenkpolsters und des reizbaren Blütenteils eine Turgorverminderung in den Zellen und damit eine Verkleinerung des Zellvolumens zugrunde. Die obenerwähnten Befunde an Spaltöffnungen, Markgewebe und Keimwurzeln können also ebensogut als durch eine Turgorverminderung der gereizten Zellen verursacht gedeutet werden. Allerdings ist die Reaktion nicht so auffallend, wie bei der *Mimosa*, was aber nicht weiter verwunderlich ist, weil auch die Reizbewegungen an verschiedenen Gelenkpflanzen graduell verschieden voneinander sind und bei der *Mimosa* u. a. eben nur eine besonders hochgradig gesteigerte Reizfähigkeit vorhanden ist. Die Ergebnisse meiner Versuche weisen also darauf hin, dass wenigstens die meisten Pflanzenzellen auch äusserlich eine Kontraktion durch Reizung zum Ausdruck bringen können, ebenso wie die tierischen, wenn auch diese Kontraktion im allgemeinen eine nur geringe ist, weil die pflanzliche Zelle von einer relativ starren Membran umgeben ist.

Was nun den Mechanismus der Turgorverminderung anbetrifft, so kann diese durch Verminderung des osmotischen Druckes der Zelle verursacht werden. Aber dass die osmotisch wirksamen Moleküle oder Ionen unwirksam durch chemische Bindung oder Adsorption gemacht werden (vgl. 122, 27), ist schwer vereinbar mit dem Erregungsvorgang. Ich (132) konnte konstatieren, dass die elektrisch gereizten Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* schwerer plasmolysierbar in einer hypertonischen Rohrzucker- oder Kalisalpeterlösung waren, als die normalen, und dahingegen die Zellen, welche einige Zeit nach der Reizung im Wasser liegen gelassen waren, leichter plasmolysierbar waren, als die normalen, was darauf hinweist, dass an der gereizten Zelle sowohl die Endosmose der äusseren gelösten Stoffe, als auch die Exosmose der inneren stattfinden können, d. h. dass die Permeabilität gesteigert worden ist, Wenn die Permeabilität erhöht wird, so können die osmotisch wirksamen Stoffe

des Zellsaftes teilweise nach aussen beseitigt werden und dementsprechend kann der Zellturgor schwächer werden. Solche Veränderung der Permeabilität der Pflanzenzelle wird nicht nur durch elektrische Reizung (vgl. auch HERMANN 117), sondern auch durch andere Einflüsse, wie Licht (144, 245, 233), Temperatur (144, 56), chemische Stoffe (58, 59, 75, 180. 181) usw. verursacht. Dass die Permeabilität der Zellmembran bei der Erregung erhöht wird, ist allgemein auch in der Zoophysiologie anerkannt (146, 147, 165). Wir können also wahrscheinlich diesen Vorgang als die gemeinsame Ursache der verschiedenen Turgorbewegungen annehmen (vgl. LEPESCHKIN 143, MAC DOUGAL 158). BERNSTEIN (13, 14, 15) meint, dass jede Zelle ein Membranpotential hat, welches eine gewisse Wassermenge in derselben festhält, und die Abnahme dieses Potentials an der erregten Stelle, welche durch Durchlässigwerden der Plasmahaut für gewisse Ionen der Elektrolyte verursacht wird, als Folge einen elektroosmotischen Austritt des Wassers aus den Zellen hervorruft, und dass dieser Vorgang die relativ raschen Reizbewegungen der Pflanzen bedingt. Dass an den quergestreiften Muskelfasern aber kein Wasseraustritt bei der Erregung und damit keine Volumabnahme stattfindet (63), daran soll die zu schnelle Potentialschwankung derselben schuld sein, um eine merkliche Wasserbewegung hervorzurufen (14 P. 105 und 178–180).

Es kann aber auch ein Austritt des Wassers aus den Zellen in die angrenzenden Räume aus irgend einem anderen Grunde stattfinden, ohne dass die osmotisch wirksamen Stoffe mit hindurchtreten können, wie VERWORN (244 P. 269) es darstellt. Kontrahiert sich nämlich das Protoplasma des Primordialschlauches, so wird der osmotische Druck dadurch zum Teil oder ganz überwunden und in der Folge entsprechend viel Wasser aus dem Zellsaft durch den Primordialschlauch nach aussen hindurch gepresst werden. Aber die ebenerwähnte Permeabilitätssteigerung wird schwer vereinbar mit dieser Möglichkeit sein. Die aktive Kontraktion, sowie Elektroosmose, wenn wirklich vorhanden, werden dem Austritt der Flüssigkeit nur förderlich sein und zwar um so mehr, je stärker die Volumabnahme; indessen wird sie wohl nicht unbedingt notwendig sein.

Es fragt sich nun, ob die Kontraktion der pflanzlichen Zelle durch Turgorverminderung, sowie der Stillstand der Protoplasmaströmung, welche letztere wie oben erwähnt als eine abortive Kontraktion des Protoplasmas gedeutet worden kann, wirklich der Kontraktion der tierischen Zelle, wie der Rhizopoda und Muskelfaser, gleichgestellt werden kasn. HÖBER (122 P. 5) z. B. meint, dass der Bewegungsmechanismus

des pflanzlichen Zellgebilde und des Muskels ganz verschieden voneinander sein muss, weil bei der Muskelkontraktion eine Zunahme des Turgors, aber keine Volumveränderung stattfindet. Demgegenüber kann man einwenden, dass wir eigentlich, trotz verschiedentlich aufgestellter Behauptungen, noch nicht klar sehen über den inneren Mechanismus der Kontraktion an den Muskelfasern und Rhizopoden, und, was die Volumveränderung anbetrifft, diese doch seitens der isotropen und anisotropen Schichte innerhalb der quergestreiften Muskelzelle stattfindet, während wir gar nicht wissen, ob sie der amöboiden Bewegung eintritt oder nicht. Andererseits ist zu betonen, dass in keinem tierischen Objekt der Bewegungsmechanismus so tief analysiert ist, wie an den pflanzlichen Gebilden. PÜTTER (198 P. 466) versucht deswegen, das Prinzip des Bewegungsmechanismus an den Staubfäden der Cynareen auch den Bewegungen der Muskeln, Cilien und Amöben zuzuschreiben. Ob er das Richtige trifft, sei vorläufig dahingestellt. Aber wenn man mit VERWORN (244 P. 276) die Kontraktion als eine Verminderung der Oberfläche definiert, so steht dem nichts im Wege, dass wir auch an dem pflanzlichen Protoplasma von einer Kontraktibilität sprechen. Die obenerwähnten Resultate der elektrischen Reizung besonders an dem Markgewebe und der Keimwurzel weisen darauf hin, dass die Kontraktibilität ebenso sehr verbreitet im Pflanzenreich ist, wie im Tierreich.

IV. ZEITLICHER VERLAUF DER REAKTION

1. STILLSTANDSREAKTION DES STRÖMENDEN PLASMAS

Wir haben schon oben beschrieben, dass die Plasmaströmung von *Chara* und *Tradescantia* durch elektrische Reizung vorübergehend verlangsamt oder sistiert wird. Diese Wirkung beginnt keinesweges gleichzeitig mit dem Reizmoment, sondern erst nach einem gewissen Latenzstadium, erreicht relativ schnell das Maximum und erholt sich dann allmählich, bis endlich die normale Strömung wiederhergestellt wird. Ich versuchte diesen Verlauf bei *chara* durch Messung der Strömungsgeschwindigkeit in bestimmten Zeitintervallen zu verfolgen. Es wurden dabei Plasmakörnchen in der möglichst äusseren Schicht als Merkobjekt stets in ein und derselben Zellstelle beobachtet, und die Zeitfrist, in welcher ein Plasmakörnchen eine 10 Okularmikrometerskalen entsprechende oder 0,1 mm. lange Strecke durchläuft, mit Hilfe von Schlagzahlen eines Metronomschlages von etwa 200 pro Min. (ein Intervall entsprach also 0,3 Sekunde). Ein Beispiel sei in der folgenden Tabelle und Figur 5 angeführt. Die Messung geschah an der Kathodenseite der Zelle, welche durch einen Öffnungsinduktionsschlag gereizt wurde. Die Geschwindig-

keit der Plasmaströmung ist in der Anzahl der Metronomschläge ausgedrückt, sie ist deswegen um so kleiner, je grösser die Zahlen.

Nummer der Reizung	Rollenabstand in cm.	Geschwindigkeit der Plasmaströmung: Vor der Reizung	direkt nach der Reizung	nach 0,5′	nach 1′	nach 1.5′	nach 2′	nach 2.5′	nach 3′	nach 3.5′	nach 4	nach 4.5′	nach 5′	nach 5.5′
1.	8.0	8	8	8	8	8	8	..	..	..	..	..	..	..
2.	7.5	8	8	9	12	11	8	8	8	..	..	..	..	..
3.	7.0	8	8	11	20	14	12	10	9	8	8	..	..	..
4.*	6.0	9	9	13	80	45	29	18	16	14	13	12	10	10
5.	5.0	8	S	100	34	24	20	18	16	14	12	11	11	10
6.	4.0	8	S	S	140	120	60	55	27	25	23	20	16	14
7.	3.5	8	S	S	S	S	S	130	90	60	40	—	30	—

Nummer der Reizung	nach 6′	nach 6.5′	nach 7′	nach 7.5′	nach 8′	nach 8.5′	nach 9′	nach 9.5′	nach 10′	nach 15′	nach 20′
1.	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
2.	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
3.	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
4.*	9	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
5.	10	9	8	8	8	..	..	..	..	..	..
6.	13	12	12	12	11	11	10	9	8	..	..
7.	24	—	20	—	20	—	18	—	18	14	8

S: Stillstand
*: graphisch in der Fig. 5 dargestellt.

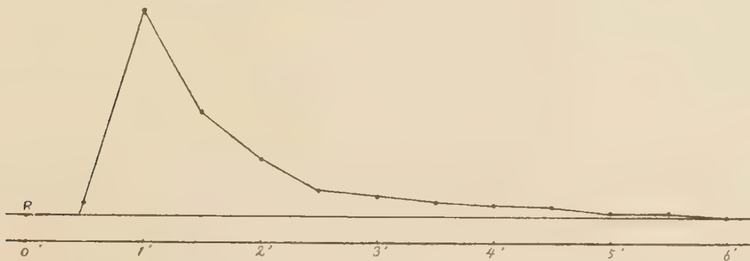


Fig. 5. Verzögerungsreaktion an dem *Chara*-Plasma. No. 4 der beistehenden Tabelle. R. Reizmoment.

Ähnlich verhält sich auch der Reaktionsverlauf bei der Schliessung und Öffnung eines konstanten Stroms, doch wird dieser hier ausser von der Stromstärke auch von der Stromdauer beeinflusst.

Beispiel I. Einwirkung eines konstanten Stroms von gleicher Stärke (a) einmal 3 Sekunden (b) andersmal 60 Minuten lang auf ein und dasselbe Material.

(a) 3 Sekunden lange Einwirkung (Fig. 6, a).

Geschwindigkeit* der Plasmaströmung am Kathodenende der Zelle (Zeitlänge für 0,1 mm.)

vor der Reizung	direkt nach Schliessung	nach 5 Min.	nach 10 Min.	nach 15 Min.	nach 20 Min.
9,66	Stillstand	18,16	12,53	10,32	8,38

(b) 60 Minuten lange Einwirkung (Fig. 6, b).

Geschwindigkeit der Plasmaströmung am Kathodenende der Zelle (Zeitlänge für 0,1 mm.)

vor der Reizung	direkt nach Schliessung	nach 5′	nach 10′	nach 15′	nach 20′	nach 25′	nach 30′	nach 35′	nach 40′	nach 45′	nach 50′	nach 55′	nach 60′
9,10	Stillstand	26,35	16,55	12,72	13,78	13,74	10,64	11,62	10,62	10,79	10,82	9,37	9,24

direkt nach Öffnung	nach 5′	nach 10′	nach 15′	nach 20′
37,35	11,53	11,08	10,88	10,78

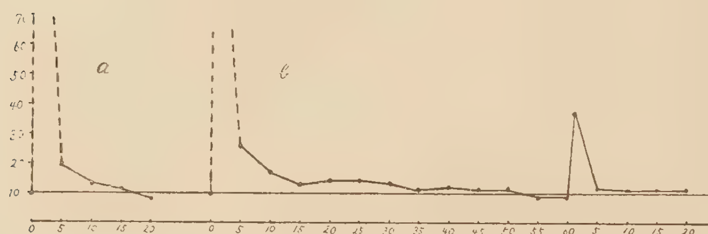


Fig. 6. Erklärung im Text.

Man sieht hier also deutlich, dass der Verlauf durch längere Einwirkung des Stromes bedeutend verlängert wird, was auch von HÖRMANN (123) an der *Nitella*-Zelle beobachtet wurde. Die neu auftretende Verlangsamung bei der Stromöffnung ist zweifellos durch Öffnungserregung bedingt.

Beispiel II. Stromquelle 2 Volt, Stromstärke 0,0017–0,0034 Milliampère, Reizintervall 10 Min.

Nummer der Reizung	Stromdauer	Geschwindigkeit der Plasmaströmung am Kathodenende der Zelle (Zeitlänge für 0.1 mm.) vor der Reizung	direkt nach Reizung	nach 1′	nach 2′	nach 3′	nach 4′	nach 5′	nach 6′	nach 7′
1.	augenblicklich	9	S**	12	10	9	..	..	..	..
2.	1″	9	S	18	13	11	10	9	..	..
3.	5″	9	S	25	20	16	12	11	10	9
4.	30″	9	S	25	18	13	11	10	10	9
5.	1′	9	S	22	16	12	11	10	10	9
6.	2′	9	S	20	12	11	10	9	..	..
7.	10′	9	S	20	12	10	10	9	..	..
8.	1″	9	S	16	12	10	9	..	..	..
9.	augenblicklich	9	S	11	10	9	..	..	..	..

* Die Geschwindigkeit wurde in dem Versuch mit dem HIPP'schen Chronometer gemessen. Die Einheit für die hier angegebenen Zahlen ist 0,3 Sek.

**S = Stillstand.

Beispiel III. Stromquelle 4 Volt, Stromstärke ca. 0,0051-0,0085 Milliampère, Reizintervall 20-60 Min.

Nummer der Reizung	Strom-dauer	Geschwindigkeit der Plasmaströmung (Zeitlänge für 0,1 mm.) vor der Reizung	direkt nach Reizung	nach 1′	nach 2′	nach 3′	nach 4′	nach 5′	nach 6′	nach 7′	nach 8′	nach 9′
1.	augenblicklich	9	S	60	30	20	16	14	14	12	12	11
2.	1″	9	S	S	S	40	—	—	20	—	18	—
3.	5″	10	S	S	S	S	120	50	—	—	25	—
4.	30″	10	S	S	S	S	140	80	—	—	—	—
5.	5′	10	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S

Nummer der Reizung	nach 10′	nach 12′	nach 15′	nach 20′	nach 25′	nach 30′	nach 40′	nach 50′	nach 60′
1.	10	10	9	..	..	..	..	..	..
2.	15	12	10	..	..	..	..	..	..
3.	15	—	14	13	12	11	10	..	..
4.	60	—	35	20	—	—	15	12	10
5.	S	S	S	S	S	S	S	S	S

An dem Beispiel II (bei schwächerem Strom) zeigt sich die Beeinflussung der Reaktion durch die Stromdauer nicht so stark ausgeprägt, nur bei plötzlicher Stromeinwirkung stellt sich eine schwache und rasche Reaktion ein. Dagegen ist an dem Beispiel III (bei stärkerem Strom) die Reaktion um so stärker und länger, je länger die Stromdauer, und bei zu langer Einwirkung (z. B. 5 Min.) tritt sogar eine Stillstandsreaktion für immer, d. h. eine tödliche Wirkung ein. Zwischen diesen beiden Extremen liegen verschiedene Übergänge. Man sieht aus diesen Beispielen, dass nicht nur die Stromstärke, sondern auch Stromdauer einen massgebenden Einfluss auf die Reaktion haben.

Eine genaue Messung des Latenzstadiums der Reaktion ist nicht möglich, weil der Beginn der Reaktion hier nicht deutlich zu bestimmen ist. Hörmann (123) meint, dass bei elektrischer Reizung der *Nitella*-Zelle, nach einer Latenzdauer von Bruchteilen einer Sekunde bis zu 7 oder 8 Sekunden, ein plötzlich eintretender und bald vorübergehender Stillstand der Strömung in der ganzen Zelle zustande komme. Demgegenüber ist zu betonen, dass der Eintritt des Stillstandes nicht als Beginn der Reaktion, sondern als derjenige des maximalen Reaktionszustandes zu betrachten ist und deswegen die gemeinte Zeitfrist, nicht dem Latenzstadium entsprechen kann. Wurde aber diese Zeitfrist, d. h. vom Reizmoment bis zum Eintritt der maximalen Reaktion bestimmt, so fand ich an der *Chara*-Zelle annähernd gleiche Werte, wie Hörnamn an der *Nitella*.

2. REIZBEWEGUNGEN DER ZELLGEBILDE

1. Blattgelenk von *Mimosa*

Der Verlauf der Blattsenkung ist schon von verschiedenen Autoren und zwar besonders eingehend von BRUNN (38) durch Ablesung des Bewegungswinkels und von BOSE (32) durch Registrierung der Bewegung studiert worden. Auch ich verfolgte den Verlauf dieser Bewegung durch Registrierung. Als Beispiel für die typische Reaktionsweise sei hier eine Kurve in der Figur 7 angeführt, welche mittels eines einfachen Hebels auf einem Myographion registriert wurde. Das Blattgelenk wurde hier intrapolar (nach BOSE 32) durch einen Öffnungsinduktionsschlag gereizt. Man sieht in der Kurve einen schnell aufsteigenden und einen sehr langsam absteigenden Schenkel. Das Stadium der latenten Reizung ist hier zwar wegen zu langsamer Geschwindigkeit des Registrierapparates nicht zu sehen, ist aber, wenn man nur den Registrierapparat etwas schneller rotieren lässt, leicht zu verfolgen. Waren die inneren (Erreg-

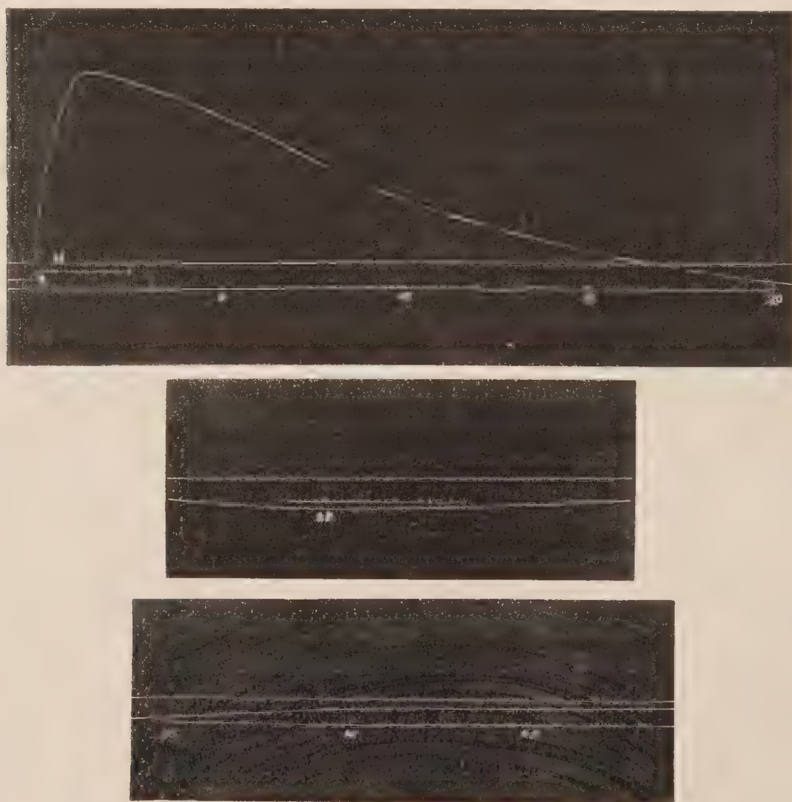


Fig. 7. Erklärung im Text. N. Nulllinie, R. Reizmoment, unterste Linie: Minutenmarke.

barkeit) und äusseren (Temperatur, Feuchtigkeit) Bedingungen günstig, so dauerte das Latenzstadium bei direkter Reizung meistenfalls nur Bruchteile einer Sekunde, das der Senkung einige Sekunden und das Restitutionsstadium ca. 15–20 Minuten an, was mit den Angaben von BRUNN (38) und BOSE (32) sehr gut übereinstimmt. Man ersieht aus der Kurve weiter, dass das Blatt zwar erst nach 17 Minuten in seine ursprüngliche Stellung zurückkehrt, aber dann weiter wieder ein wenig aufsteigt, um dann äusserst langsam wieder in die Ausgangsstellung zurückzukehren. Dieses sekundäre Ansteigen des Blattes oder die „Oszillation" des Reaktionsverlaufes, wie BRUNN es nennt, kommt gewöhnlich, aber keinesweges notwendigerweise vor.

2. Narbe von *Mazus*

Wenn man je einen von den beiden Elektrodenpinseln an den Rand des Unterlappens bzw. des Oberlappens anlegt und so einen Öffnungsinduktionsschlag von oben nach unten fliessen lässt, so sieht man die beiden Lappen sich langsam zusammenschliessen. Dabei wird zuerst nach einer bestimmten Latenzzeit eine lokale Umbiegung am Unterlappen und zwar an der Kathode sichtbar, nach und nach verbreitet sich diese Reaktion in andere Teile, sodass der Unterlappen sich ganz nach oben bewegt, bis die beiden Lappen sich vollständig aneinander berühren. Dann wird die mittlere Partie des Unterlappens nach oben stark gewölbt und drückt den Oberlappen von unten her. Dieser maximale Reaktionszustand dauert ziemlich lange an. Alsdann wird die Wölbung allmählich schwächer, und schliesslich wird eine Trennung beider Lappen bemerkbar, die dann anfangs schneller, später langsamer fortschreitet.

Den zeitlichen Verlauf dieser Reaktion genau zu verfolgen, ist nicht leicht. Eine Registriermethode anzuwenden, war wegen der Zierlichkeit des Organs zu schwer. So bestimmte ich ungefähr die Zeitdauer jedes Stadiums mit unbewaffneten Augen oder mit einer Lupe.

Beispiel:

Material	Latenzstadium	Schliessungsbewegung	Dauer des geschlossenen Zustandes	Öffnungsbewegung
1.	20″	40″	20′	15′
2.	10″	40″	20′	15′
3.	15″	45″	23′	25′
4.	8″	25″	25′	15′
5.	20″	60″	13′	13′

Ein Öffnungsinduktionsschlag: Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5 cm.; Zimmertemperatur 18°C.

Die hier angegebene Zeit für die Dauer des geschlossenen Zustandes

entspricht wohl nicht der echten Dauer des maximalen Reaktionszustandes. Man muss vielmehr vermuten, dass ein Teil der Schliessungs- und Öffnungsbewegung mitgerechnet worden sein kann. In der Figur 8 ist Nr. 1 der obigen Tabelle schematisch dargestellt.

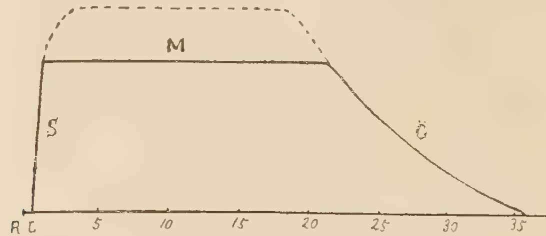


Fig. 8. Schema des Reaktionsverlaufes an der *Mazus*-Narbe. R. Reizmoment, L. Latenz, S. Schliessungsbewegung, M. Dauer des geschlossenen Zustandes, Ö. Öffnungsbewegung.

Der Einfluss der Reizstärke auf den Reaktionsverlauf sei hier an einem Beispiel erörtet. Es wurden nämlich drei Gruppen der frischen Materialien mit einem Öffnungsinduktionsschlag bei verschiedenen Rollenabständen gereizt. Die Versuchsresultate:

Material	Rollen-abstand	Latenz-Zeit	Schliessungs-bewegung	Schliessen-bleiben	Öffnungs-bewegung	Ganze Dauer
1.	6 cm.	10″	20″	20′	15′	35′30″
2.	„	15″	45″	21′	15′	37′00″
3.	„	10″	25″	19′	20′	39′35″
4.	3 cm.	5″	20″	20′	25′	45′25″
5.	„	7″	20″	17′	23′	40′27″
6.	„	6″	22″	12′	18′	30′28″
7.	0 cm.	2″	5″	25′	25′	50′07″
8.	„	3″	7″	16′	18′	34′10″
9.	„	3″	7″	22′	28′	50′10″

Reiz: Ein Öffnungsschlag, Stromquelle 2 Volt, Zimmertemperatur 17°C.

Je grösser die Reizstärke, um so kürzer ist also das Stadium der Latenz und der Schliessungsbewegung, und vielleicht um so länger die ganze Dauer der Reaktion.

Die Resultate in den Versuchen, wo 2 Gruppen von Materialien zuerst beim Rollenabstand 6 cm. oder 0 cm. und nach einstündiger Pause zum Zweitenmal beim Rollenabstand 0 cm. bzw. 6 cm. gereizt wurden, stimmten im Wesentlichen mit dem angeführten Beispiel überein.

3. Ranken von *Cissus*, *Cucurbita* u. a.

Die Krümmungsreaktion der Ranken ist im allgemeinen sehr träg.

Der Verlauf dieser Reaktion nach elektrischer Reizung sei hier mit einigen Beispielen angegeben.

Beispiele : *Cissus*-Ranken, Reizung mit einem konstanten Strom, intrapolare Strecke 1 cm., Stromdauer 5 Min.

(a) Stromquelle 2 Volt (Stromstärke kleiner als 0,0017 Milliampère), Zimmertemperatur 20°C.

	Ablesung des Biegungswinkels an der Kathode	an der Anode
Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min. (Moment der Stromöffnung)	0	0
„ 7 „	5	0
„ 15 „	8	0
„ 20 „	6	0
„ 30 „	3	0
„ 60 „	0 od. 1	0

(b) Stromquelle 4 Volt, Zimmertemperatur 22°C.

	Ablesung des Biegungswinkels an der Kathode	an der Anode
Moment der Stromschliessung	0	0
nach 2 Min.	2	0
„ 5 „ (Moment der Stromöffnung)	8	0
„ 6 „	8	2
„ 10 „	12	20
„ 15 „	10	25
„ 20 „	8	20
„ 30 „	5	10
„ 40 „	2	5
„ 50 „	0	3
„ 60 „	0	0 od. 1

Dieses Beispiel ist graphisch in Figur 9 dargestellt.

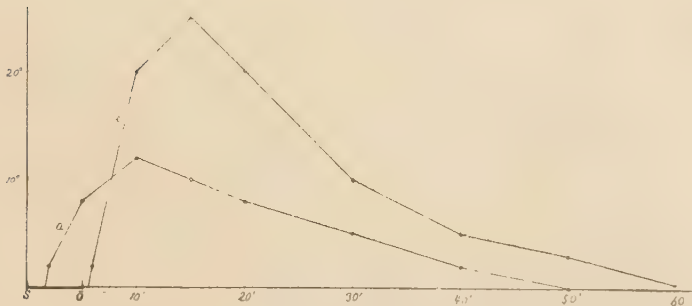


Fig. 9. Reaktionskurve einer *Cissus*-Ranke, a. an der Kathode, b. an der Anode. S. Moment der Stromschliessung, Ö. Moment der Stromöffnung.

(c) Stromquelle 8 Volt, Zimmertemperatur 23°C.

	Ablesung des Biegungswinkels an der Kathode	an der Anode
Moment der Stromschliessung	0	0
nach 2 Min.	2	0
„ 5 „ (Moment der Stromöffnung)	5	0
„ 6 „	8	3
„ 7 „	15	10
„ 10 „	25	20
„ 15 „	35	35
„ 20 „	45	50
„ 30 „	60	80
„ 40 „	55	80
„ 60 „	55	80
„ 2 St.	50	75
„ 8 „	20	50
„ 24 „	15	40

Wie aus diesen Beispielen ersichtlich, ist die Latenzzeit der Krümmungsreaktion bei den Ranken um so kleiner, dagegen die Dauer der ganzen Reaktion, besonders des Restitutionsstadiums um so länger, je grösser die Stromstärke.

Die Ranken der Cucurbitaceen (*Cucurbita Pepo*, *Cucumis sativus*, *Lagenaria vulgaris*) zeigten auch einen der *Cissus*-Ranke ähnlichen Reaktionsverlauf und erholten sich nach schwacher Reizung ganz gut; bei stärkerer Reizung aber wanden sie sich leicht wirbelartig, ungefähr in einer Ebene, ohne sich nachher gänzlich zu erholen. Diese Erscheinung ist zweifellos ein sekundärer Reizerfolg, indem auch die nicht direkt gereizten Partien der Ranke sekundär durch Erregungsleitung erregt werden.

Beispiel: Eine Ranke von *Cucurbita Pepo*; Stromquelle 4 Volt, intrapolare Strecke 1 cm. Stromdauer 1 Min, Zimmertemperatur 24°C.

	Ablesung des Biegungswinkels an der Kathode	an der Anode
Moment der Stromschliessung	0	0
nach 1 Min. (Moment der Stromöffnung)	20	0
„ 2 „	40	5
„ 5 „	50	10
„ 15 „	55	30
„ 20 „	50	30
„ 40 „	25	15
„ 60 „	0	0
„ 70 „	—10*	0

* Das Minus-Zeichen bedeutet eine Krümmung nach entgegengesetzter Richtung.

Wie in diesem Beispiel kann man häufig eine nachherige Überkompensation der Reaktion bei Cucurbitaceen-Ranken beobachten, welche sich dann wieder ausgleicht, eine Erscheinung, welche wie oben erwähnt, auch bei der *Mimosa* vorkommt.

Es ist hier noch zu erwähnen, dass die Reaktion bei Ranken von Cucurbitaceen und *Cissus* gewöhnlich während dauernder Einwirkung eines konstanten Stromes nicht nachlässt, während das bei Blattgelenken, Narben und strömendem Plasma stets der Fall ist, wie später erörtet werden wird. Bei schwächerer Reizung aber kann ein zeitweiliges Nachlassen der Krümmung während der Stromeinwirkung vorkommen.

Beispiel: Krümmungsreaktion an der Kathode, eine Ranke von *Cissus*, Stromquelle 2 Volt, intrapolare Strecke 1 cm., Strom dauernd, Zimmertemperatur 29°C.

am Moment der	Biegungswinkel nach										
Stromschliessung	5′	10′	15′	20′	25′	30′	35′	40′	45′	50′	55′
0	2	10	12	6	10	16	20	25	30	35	40

4. Markgewebe von *Ricinns* und *Tradescantia*

Beispiel: Ein Markgewebestück von *Ricinus communis*. Länge 1 cm. Breite 3 × 2 mm., mit einem Öffnungsinduktionsschlag gereizt, Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 0 cm., Zimmertemperatur 25°C. Die Grösse der Kontraktion ist in Skalenteilen des Okularmikrometers angegeben (vgl. Figur 10).

Reizmoment	0	nach 4′00″	96	nach 20′00″	42
nach 5″	2	4′30″	97	25′00″	30
10″	5	5′00″	96	30′00″	23
20″	14	5′30″	94	35′00″	18
30″	22	6′00″	91	40′00″	13,5
40″	30	7′00″	87	45′00″	11
50″	38	8′00″	84	50′00″	10
1′00″	43	9′00″	80	55′00″	8,5
1′30″	57	10′00″	75	60′00″	7
2′00″	70	12′00″	68	65′00″	8
2′30″	80	14′00″	61	70′00″	8
3′00″	87	16′00″	54		
3′30″	94	18′00″	48		

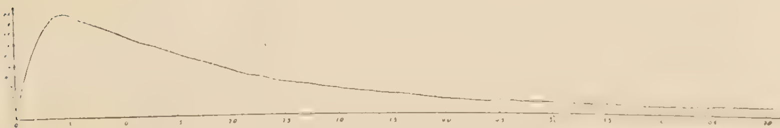


Fig. 10. Graphische Darstellung der beistehenden Tabelle.

Überblickt man die obigen Resultate, so zeigt sich, dass der zeitliche Verlauf der Kontraktion der pflanzlichen Zellgebilde, sowie der Verzögerungs- oder Stillstandsreaktion des strömenden Plasmas sich ähnlich wie bei der Kontraktion der glatten Muskulatur verhält.

Die „Oszillation“ der Reaktion, welche an dem *Mimosa*-Gelenk und der *Cucurbita*-Ranke deutlich zu beobachten ist, kommt auch nicht selten bei Ausgleichung der geo-, helio-, oder haptotropischen Krümmungen vor (9, 69, 213). Es sei hier daran erinnert, dass ebenso an den Nerven eine positive elektrische Nachschwankung nach der Reizung auftreten kann.

V. BEZIEHUNG ZWISCHEN DER REIZINTENSITÄT UND REAKTIONSGRÖSSE

1. REIZSCHWELLE

Bei elektrischer, ebenso wie andersartiger Reizung tritt eine äusserlich wahrnehmbare Wirkung erst von einer bestimmten Intensität des Reizes an in Erscheinung und dieser Punkt des Reizes, in dem eine solche Wirkung entfaltet wird, bezeichnet man als „Reizschwelle.“ Die Erregbarkeit eines lebendigen Systems kann mit dem reziproken Wert der Reizstärke, die den Schwellenwert bildet, ausgedrückt werden (vgl. 22 P. 59, 245 P. 39).

Hörmann (123 P. 65) fand bei der *Nitella*-Zelle, dass die minimale erregende Stromdichte des konstanten Stromes in manchen Fällen ausserordentlich gering ist. Ich selbst habe noch keine diesbezüglichen Untersuchungen ausgeführt, indessen kann man sich aus den in Kap. VI, 3 angegebenen Daten sehr eine Vorstellung über die Reizschwellen des Induktionsschlages an den Zellen von *Tradescantia*, *Chara*, *Mazus* und *Mimosa* wohl machen. Es sei aber hier noch eine Versuchsreihe hinzugefügt, welche einen ungefähren Vergleich der Erregbarkeit der *Chara*-Zelle mit derjenigen des sog. stromprüfenden Froschschenkels (216 P. 5) ermöglicht. Es wurden nämlich in ein und denselben Stromkreis zwei Paare unpolarisierbare Elektroden eingeschalten, die eine zur Reizung der *Chara*-Zelle und die andere zur Reizung des Nerven, sodass ein und derselbe Strom durch beide hindurchgeleitet wurde.

Bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen konstatierte ich stets eine deutliche Kontraktion des Froschschenkels schon in der Stromstärke, welche noch keine bemerkbare Veränderung der Plasmaströmung der *Chara*-Zelle verursachte. Eine Verzögerung oder ein Stillstand bei der letzteren konnte erst bei kleinerem Rollenabstand konstatiert werden, z. B.

		Schwellenwert des Rollenabstandes bei	
		Öffnungsschlag	Schliessungsschlag
Froschschenkel		12,5 cm.	10,5 cm.
Chara	Verzögerung	9,0	7,0
	Stillstand	7,5	5,5

Stromquelle 2 Volt.

Dagegen rief der konstante Strom eine sichtbare Reaktion an der *Chara*-Zelle bei einer schwächeren Stromstärke als an dem Froschschenkel hervor, wie es aus der folgenden Tabelle hervorgeht. Hier ist die Stromstärke mit der Länge eines in den Stromkreis eingeschalteten Wasserwiderstandes ausgedrückt.

Nummer des Materials			Schwellenwert des Wasserwiderstandes bei Reizung mit einem konstanten Strom	Schwellenwert des Rollenabstandes bei Reizung mit einem Öffnungsinduktionsschlag
1.	Froschschenkel		20 cm.	13,0 cm.
	Chara	Verzögerung	40	11,0
		Stillstand	20	7,5
2.	Froschschenkel		0	12,0
	Chara	Verzögerung	35	10,5
		Stillstand	0	7,5
3.	Froschschenkel		20	12,0
	Chara	Verzögerung	70	10,0
		Stillstand	30	7,5

Stromquelle 2 Volt.

Diese Resultate, nach denen sich der konstante Strom und Induktionstrom umgekehrt verhalten, ergeben sich wohl aus einer Verschiedenheit nicht nur des zeitlichen Verlaufes des elektrischen Reizes, sondern auch der Reaktionsgeschwindigkeit des lebendigen Systems. Es ist klar, dass für solche schnell reagierende Substanzen wie Nerv und Muskel auch Reize mit schneller Intensitätsänderung, wie der Induktionsstrom einer ist, besser wirken. Wie noch w. u. (Kapitel VI) erörtert werden wird, beeinflusst der Verlauf der Intensitätsänderung des Reizes wesentlich die Entfaltung der Reizwirkung. Gemeint ist dabei aber die relative Geschwindigkeit, wie VERWORN das schon erörterte (245 P. 47), d. h. die Geschwindigkeit im Verhältnis zur Reaktionsgeschwindigkeit des betreffenden lebendigen Systems. Es ergibt sich also aus meinen Versuchen mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die *Chara*-Zelle dem Nerven und Muskel bezüglich der Reaktionsgeschwindigkeit zurücksteht, obwohl sie, wie unten (Kapitel VI, 3) erwähnt, viel schneller zu reagieren scheint, als manche Einzelligen. Man darf natürlich nicht ausser Acht verlassen, dass die Bewegung des Froschschenkels hier makroskopisch beobachtet wurde, deswegen die Reizschwelle des konstanten Stroms etwas tiefer

liegen kann, wenn jener auch mikroskopisch wie bei der *Chara*-Zelle beobachtet wird. Jedenfalls lässt sich aber aus dieser Versuchsreihe auf eine ziemlich hohe Erregbarkeit der *Chara*-Zelle schliessen.

2. REAKTIONSGRÖSSE UND ALLES-ODER-NICHTSGESETZ

1. Am strömenden Plasma und der Ranke

Wir haben w. o. gesehen, dass die Reaktion am strömenden Plasma durch die Stärke des Reizes beeinflusst wird. Sehr schwache elektrische Reizung erzeugt keine äusserlich wahrnehmbare Wirkung am Plasma (unterschwelliger Reiz). Eine sichtbare Verzögerung des Plasmas ist erst bei einer gewissen Intensität des Reizes zu erhalten (Schwellenwert des Reizes oder Reizschwelle). Lässt man nun die Reizintensität ansteigen, so nimmt der Verzögerungsgrad der Plasmaströmung zu, bis eine Stillstandsreaktion eintritt; bei weiterer Zunahme der Intensität wird der Eintritt dieser Stillstandsreaktion immer schneller und die Dauer des Stillstandes immer grösser, bis schliesslich eine irreversible Stillstandsreaktion oder tödliche Wirkung zustande kommt. Eine ähnliche Erscheinung wird auch an den Ranken beobachtet (Kapitel IV, 2).

2. Am *Mimosa*-Gelenk

Was nun die *Mimosa* angeht, so reagiert das Blattgelenk derselben nach PFEFFER, PRINGSHEIM u. A. (185, 189, 196) unter normalen Umständen stets mit der maximalen Senkung, wenn der Reiz überhaupt wirksam ist, während BOSE (32) meint, dass die Grösse der Bewegung abhängig von der Reizintensität ist. In Folgendem möchte ich in Kürze auf die Resultate meiner eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand eingehen.

Als Massstab für die Stärke der Reaktion wurde die Grössenveränderung des

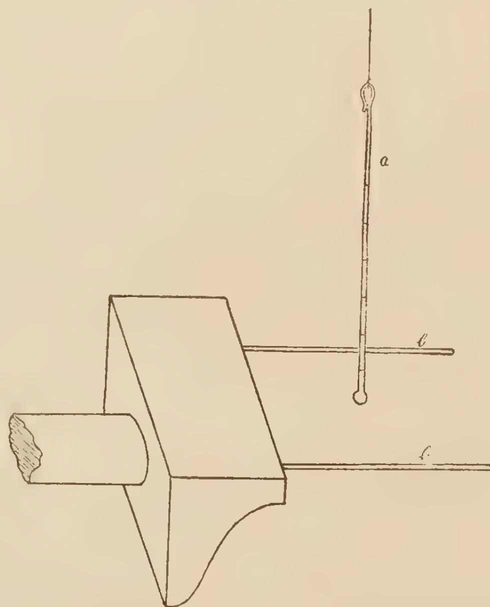


Fig. 11. Schema der Methode, um die Amplitude der Blattsenkung zu messen. Erklärung im Text.

Winkels zwischen Blattstiel und Stengel unterhalb des Gelenkes gemessen. Als Ergänzung wurde auch die senkrechte Komponente (Amplitude) der Blattsenkung gemessen. Dazu wurde ein dünnes Glasstäbchen (Fig. 11, a) mit Millimeterteilung vertikal an dem distalen Ende des Blattstieles aufgehängt und die Senkung dieses Stäbchens wurde an seinem Schnittpunkte mit einer von zwei anderen aneinander parallelen horizontalen Drähten (Fig. 11, b) begrenzten Horizontalebene abgelesen.

Erste Versuchsreihe: Das Blattgelenk wurde intrapolar (nach BOSE 32) durch einen Öffnungsinduktionsschlag gereizt, und zwar zuerst bei einem Schwellenrollenabstand (Schwellenreiz), dann beim Rollenabstand 0 cm. (starker Reiz) oder umgekehrt, und schliesslich durch einen faradischen Strom (Einschaltung des WAGNER'schen Hammers) beim Rollenabstand 0 cm. Die Pause nach jeder Reizung war stets ungefähr 1 Stunde. Ein Beispiel der Versuchsresultate ist in der beistehenden Tabelle angegeben.

Material	I. Reiz			II. Reiz			III. faradischer Reiz		
	Rollenabstand	Reaktion		Rollenabstand	Reaktion		Rollenabstand	Reaktion	
		Verticale Senkung	Winkel-Bewegung		Verticale Senkung	Winkel-Bewegung		Verticale Senkung	Winkel-Bewegung
1. (jung)	6.0 cm.	2.0 cm.	105 — 70 = 35°	0 cm.	2.3 cm.	115 — 80 = 35°	0 cm.	2.3. cm.	115 — 80 = 35°
2. („)	5.5	2.0	115 — 90 = 25°	0	2.2	120 — 90 = 30°	0	2.2	120 — 90 = 30°
3. (ausgewachsen)	5.5	1.8	110 — 80 = 30°	0	1.7	110 — 80 = 30°	0	1.9	110 — 80 = 30°
4. („)	5.5 (Schwellenwert)	1.8	115 — 90 = 25°	0	2.3	120 — 90 = 30°	0	2.4	120 — 90 = 30°
5. (jung)	0 cm.	1.9 cm.	130 — 110 = 20°	5.5 cm.	2.5 cm.	140 — 110 = 30°	0	2.8	145 — 110 = 35°
6. („)	0	2.6	150 — 120 = 30°	5.0	2.3	145 — 120 = 25°	0	2.5	140 — 110 = 30°
7. (ausgewachsen)	0	0.8	80 = 70 = 10°	5.5	1.3	85 — 70 = 15°	0	1.2	85 — 70 = 15°
9. („)	0	1.5	110 = 90 = 20°	5.5 (Schwellenwert)	2.1	120 — 90 = 30°	0	2.2	120 — 90 = 30°

Daraus sieht Man, dass die Grösse der Reaktion wesentlich abhängig von der Stellung des Blattstiels vor der Reizung, aber fast nicht von der Reizstärke ist, und dass der Winkel nach jeder Reizung fast immer gleich aneinander ist. Mit anderen Worten reagiert das Blattgelenk immer maximal, auch durch einen eben wirksamen Reiz.

Zweite Versuchsreihe: Hier wurde untersucht, ob eine durch

einen Reiz aufgetretene Reaktion durch einen zweiten nachfolgenden Reiz vergrössert werden könne, welcher appliziert wurde, bevor jene nachzulassen begann.

(a) Der erste Reiz: ein vom Stengel nach dem Blattstiel laufender Öffnungsinduktionsschlag beim Schwellenrollenabstand. Der zweite Reiz: ein gleichgerichteter Öffnungsschlag beim Rollenabstand 0 cm. Reizmethode: also direkt intrapolar. Resultate: die Reaktion durch den ersten Reiz wurde nicht durch dem zweiten vergrössert.

(b) Der erste Reiz wie bei (a). Der zweite Reiz: faradischer Strom beim Rollenabstand 0 cm. Reizmethode: direkt intrapolar. Resultate: stets negativ.

(c) Der erste Reiz: Schliessung eines schwachen konstanten Stromes (2 Volt). Der zweite Reiz: ein stärkerer Strom (50 Volt). Reizmethode: direkt intrapolar. Resultate: stets negativ.

(d) Der erste Reiz: ein Öffnungsinduktionsschlag beim Schwellenrollenabstand. Es wurde eine Strecke des Blattstiels gereizt, d. h. indirekt extrapolar. Der zweite Reiz: Öffnungsinduktionsschlag beim Rollenabstand 0 cm., Reizmethode: direkt intrapolar. Resultate: stets negativ.

Also wird die Blattsenkungsreaktion durch einen zweiten stärkeren Reiz nicht weiter vergrössert. Diese Tatsache wurde schon von BRUNN (38) an der mechanischen Reizung konstatiert. Mit anderen Worten reagiert das Gelenkpolster des primären Blattstiels von *Mimosa* immer maximal. Dieselben Resultate wurden ebenso bei Gelenken der Fiederblättchen von mir konstatiert.

Daraus ergibt sich also, dass die Bewegung des *Mimosa*-Gelenkes normaler Weise dem sog. Alles-oder-Nichtsgesetz folgt, es scheint aber unter abnormalen Umständen häufig nicht der Fall zu sein. BRUNN (38) machte seinerzeit darauf aufmerksam, dass eine submaximale Auslösung der Reaktion des *Mimosa*-Gelenks bei grosser Jugend, Narkose-Zustand und Ermüdung zu sehen ist. Ähnliches ist auch an Nerven beobachtet worden, die sonst, im normalen Zustand, dem genannten Gesetz folgen (2, 3, 4, 92). Nach meiner Erfahrung aber ist eine solche schwächere Reaktion der *Mimosa* bei abnormalen Bedingungen meist nur als eine schwächere Maximalreaktion zu betrachten, weil hier auch ein zweiter direkt nachfolgender Reiz in der Regel nicht mehr wirksam ist (vgl. auch 155, 194, 195).

3. An der *Mazus*-Narbe

BRUNN (38) beobachtete an der Narbe des *Mimulus* durch Anwendung einer Reiznadel zwei Arten von submaximaler Reaktion: die eine war eine lokal an der Reizstelle beschränkte Reaktion und die andere lokal nicht beschränkt, aber von geringerer Ausgiebigkeit. Aber nach LUTZ (157) ist eine sloche submaximale Reaktion an der *Mimulus*-Narbe nur

bei herabgesetzter Erregbarkeit oder Ermüdung des Materials zu sehen.

Aus meinen Versuchsresultaten ergibt sich, dass auch die Narbe von *Mazus* wahrscheinlich dem Alles-oder-Nichtsgesetz unterliegt. Wird nämlich ein Öffnungsinduktionsschlag beim Schwellenrollenabstand (Schwellenreiz) vom Oberlappen nach dem Unterlappen fliessen gelassen, so tritt fast stets ein vollständiges Zusammenschliessen der Lappen ein. Nur selten kommt es vor, dass dieses Zusammenschliessen nicht ganz vollständig ist, in diesem Falle ist ein zweiter Reiz dennoch unwirksam. Die Grösse der Reaktion ist also auch hier nicht abhängig von der Reizstärke. Die Einstellung der Reaktion aber findet rascher bei stärkerem Reiz statt, wie früher erörtet.

Wird dagegen die Narbe extrapolar gereizt, die Kathode nahe an der Basis der Narbe und die Anode an dem Griffel, so kommt manchmal ein unvollkommenes Zusammenschliessen vor, welches aber bei herabgesetzter Erregbarkeit durch Narkose oder Ermüdung ganz gewöhnlich ist, wie LUTZ (157) es an der *Mimulus*-Narbe sah (vgl. Kapitel IX).

Mann kann also die Giltigkeit des Alles-oder-Nichtsgesetzes an dem *Mimosa*-Gelenk und wahrscheinlich auch an der *Mazus*-Narbe annehmen. Nach BOSE (32) reagiert das *Biophytum*-Gelenk ebenso, obwohl das von HABERLANDT (98) bestritten wird. Andererseits scheinen nach BURDON-SANDERSON (39), BRUNN (38) u. A. das *Amicia*-Gelenk, *Oxalis*-Gelenk, *Dionaea*-Blatt und *Cynareen*-Filament nicht nach diesem Gesetze zu reagieren, eine Beobachtung, die aber m. E. einer näheren Nachprüfung bedarf. Das strömende Plasma der *Chara*- und *Tradescantia*-Zelle folgt diesem Gesetze nicht. Auf dem Unterschied in der Reaktion der Ranken und dem *Mimosa*-Gelenk, wies schon PFEFFER (185) hin. Aus meinen Untersuchungen an *Cissus*- und *Cucurbita*-Ranken ergab sich ebenfalls, dass diese nicht dem Alles-oder-Nichtsgesetz folgen.

VI. EINFLUSS DER INTENSITÄTSÄNDERUNG UND DAUER DER REIZE AUF DIE REIZWIRKUNG

1. SCHLIESSUNG UND ÖFFNUNG DES KONSTANTEN STROMES

Bekanntlich ruft besonders die Schliessung eines konstanten Stromes, ebensowie die Öffnung desselben als schnelle Änderung eine starke Erregung am Muskel und Nerv hervor, und zwar die Schliessungserregung an der Kathode und die Öffnungserregung an der Anode. HÖRMANN (123) konstatierte diese Tatsache auch an *Nitella*-Zellen und BOSE (31, 32) an verschiedenen Gelenkpflanzen. Diese Erscheinung bestätigte sich auch in meinen eigenen Untersuchungen an dem strömenden Protoplasma (*Chara*, *Tradescantia*) den Ranken (*Cissus*, *Cucurbita*),

der Narbe (*Mazus*) und dem Blattgelenk (*Mimosa*) (vgl. Kapitel X). Dass eine plötzliche Verstärkung oder Abschwächung eines durchgeleiteten konstanten Stromes ebenso erregend wirkt, wie die Schliessung oder Öffnung desselben (vgl. 139 p. 563), konnte auch an diesen pflanzlichen Materialien allgemein festgestellt werden. Wird z. B. ein wirksame konstanter Strom durch einen *Chara*-Zelle hindurchgeleitet, so entsteht sofort eine Stillstandsreaktion vorwiegend an der Kathodenseite der Zelle, eine Schliessungserregung. Wartet man nun, bis diese Reaktion noch während des unveränderten Stromfliessens verschwindet und sich die normale Plasmaströmung wieder einstellt, und wird dann der Reizstrom genügend schnell vermittelst eines im Stromkreis eingeschalteten FLEISCHL'schen Rheonoms (216 P. 36) verstärkt, so tritt wieder eine Stillstandsreaktion an der Kathodenseite auf. Wird eine schnelle Abschwächung ebenso mittels des Rheonoms erzielt, so ist auch eine Stillstandsreaktion des Plasmas zu beobachten, die der anodischen Öffnungserregung analog ist.

2. „EIN- UND AUSSCHLEICHEN"

Dass der Grad der Erregunswirkung wesentlich von der Geschwindigkeit der Intensitätsänderung seitens des Reizes beeinflusst wird, zeigt bekanntlich das Ausbleiben oder Zurücktreten der Reizfolge bei Muskel und Nerv beim „Ein- oder Ausschleichen" mit einem konstanten Strom, welcher genügend stark ist, um bei plötzlicher Schliessung oder Öffnung eine Erregung zu erzielen, d. h. wenn die Stromintensität ganz allmählich den Höhepunkt erreicht oder von dem letzteren bis zum Nullpunkt herabsinkt. Bei langsam reagierenden Substanzen ist es allerdings schwieriger, ein solches Resultat zu erzielen (vgl. 139 P. 56, 22 p. 165 u. 549). HÖRMANN (123) konnte das Ausschleichen ohne Stillstandsreaktion an *Nitella*-Zellen erzielen, obwohl das Einschleichen schwer zu bewerkstelligen war. BOSE (32) aber gelang auch das Einschleichen bei der *Mimosa*. Ähnliches wurde auch bei anderen Reizen an Pflanzen gesehen, so bei Temperaturschwankung (87, 234, 49, 123, 82), Bestrahlung (87), mechanischer oder osmotischer Druckveränderung (123, 130, 234), chemischer Reizung (130) etc.

An den *Chara*-Zellen, in welchen ein konstanter Strom mittels des FLEISCHL'schen Rheonoms möglichst allmählich und gleichmässig eingeschlichen wurde, sah ich stets eine kathodische Stillstandsreaktion auftreten, wenn auch um so schwächer oder später, je langsamer die Stromschwankung war. Dagegen gelang es mir leicht das reaktionslose Ausschleichen bei einem relativ starken Strom.

Ähnliche Resultate erhielt ich auch an der Narbe von *Mazus*, an dem Blattgelenk von *Mimosa* und an den Ranken von *Cissus*. Der hier benutzte FLEISCHL'sche Rheonom wurde mit Glycerin oder destilliertem Wasser anstatt Zinksulfatlösung gefüllt, um eine relativ starke Stromquelle zur Verfügung zu haben.

Es sei hier als Beispiel ein Versuch an der *Mazus*-Narbe angegeben. Die Pinsel der beiden OKER-BLOM'schen Elektroden wurden z. B. an den Griffeln angelegt und zwar der obere an der Basis der Narbe, der untere ca. 3 mm. davon entfernt. Falls die obere Elektrode die Kathode war, schloss die Narbe bei Stromschliessung zusammen. Diese Schliessungserregung blieb häufig beim Einschleichen aus, falls die Stromstärke relativ gering war (6–10 Volt), während eine plötzliche Schliessung desselben Stroms stets eine deutliche Reaktion bewirkte. Mit stärkerem Strom (14–20 Volt) war aber das Einschleichen kaum möglich; es trat immer eine Reaktion noch während der Drehung des Rheonoms auf. Bemerkenswert ist dabei, dass ein relativ starker Strom (10–14 Volt) noch erfolglos war, wenn man den Strom langsam zur maximalen Dichte anschwellen und gleich darauf abschwellen liess, während eine Reaktion doch zustande kam, wenn der Strom noch eine Weile (einige Sekunden—2 Min.) nach Beendigung des Einschleichens in der erreichten Stärke einwirkte. Diese Tatsache weist darauf hin, dass nicht nur die genügend rasche Intensitätsschwankung des Stromes, sondern auch seine gleichmässig bestehende Dauer die Reaktion hervorbringen kann. An Muskel, Nerv u. a. ist eine solche Wirkung bekannt. Es sei auch daran erinnert, dass am Muskel beim Einschleichen die Schliessungsdauerkontraktion immer mit der Zunahme der Stromstärke erscheint. Was das reaktionslose Ausschleichen anbelangt, so gelang es mir noch mit einem relativ starkem Strom (12–18 Volt: bis ca. 0.003 Milliampère). Mit sehr viel stärkeren Strom (20–30 Volt: ca. 0.005–0.01 Milliampère) aber war es fast stets unmöglich; eine anodische Öffnungsreaktion kam dabei schon während des Ausschleichens zustande.

3. SCHLIESSUNGS- UND ÖFFNUNGSINDUKTIONSSTROM

Am Muskel und Nerv wirkt bekanntlich der Schliessungsschlag schwächer als der Öffnungsschlag, und das liegt an geringerer Steilheit des Ablaufes beim ersteren (vgl. 22 P. 546, 139 P. 580). Dasselbe wurde auch an pflanzlichen Zellgebilden gefunden, z. B. von VELTEN (239) und HÖRMANN (123) an strömenden Plasma, von GARDINER (87) an *Mesocarpus* und *Mimosa*, und von BRUNN (38) und BOSE (32) an der *Mimosa*. Meine eigenen Versuchsresultate seien hier kurz angegeben.

(a) *Tradescantia.* Ein Staubfaden wurde ohne Deckglas zwischen zwei mit Wasser befeuchteten Fliesspapieren überbrückt, um den Strom in seiner vollen Dichte einwirken zu lassen. Die Induktionsschläge wurden stets in gleicher Richtung geschickt. Die Stromquelle 2 Volt, Beobachtung unter der Dunkelfeldbeleuchtung. Beispiele:

Material	Schwellenrollenabstand für die Stillstandsreaktion des Schliessungsschlages	des Öffnungsschlages
1.	4 cm.	5 cm.
2.	5	8
3.	7	10
4.	9	11
5.	5	7

(b) *Chara.* Eine *Chara*-Zelle wurde nach HÖRMANN (123) teilweise in einen Vaselinstreifen eingebettet, welcher einen kleinen Wasserbehälter auf dem Objektträger in zwei Teile teilt, um den Strom dort in seiner vollen Dichte einwirken zu lassen. Durchströmung der Induktionsschläge geschah stets in gleicher Richtung. An ein und derselben Stelle (Kathode) einer Zelle wurde die Reizschwelle für Schliessungs- und Öffnungsschlag abwechselnd bestimmt; die Pause nach jeder Reaktion war immer 10 Min. Die Stromquelle 2 Volt. Beispiele:

Nummer der Stilllstands-reaktion	Schwellenrollenabstand beim Material a für Öffnungs-schlag	für Schliessungs-schlag	beim Material b für Öffnungs-schlag	für Schliessungs-schlag
1.	6.5 cm.	—	—	5,5 cm.
2.	—	5,5 cm.	8,0 cm.	—
3.	7,0	—	—	6,5
4.	—	5,5	7,5	—
5.	6,5	—	—	6,5
6.	—	5,0	7,5	—

(c) *Mimosa.* Die eine Kalomelelektrode berührte die Unterfläche eines Hauptblattgelenkes und die andere 1 cm. davon entfernt den Stengel. Stromrichtung immer vom Stengel nach dem Gelenk; Stromquelle 2 Volt; Pause nach jeder Reaktion 30 Min. Beispiele:

Material	Schwellenrollenabstand für I. Reaktion durch Ss.	durch Ös.	für II. Reaktion durch Ss.	durch Ös.	für III. Reaktion durch Ss.	durch Ös.
1.	1 cm.	—	—	4 cm.	2 cm.	—
2.	—	4 cm.	2 cm.	—	—	3 cm.
3.	3	—	—	4	2	—
4.	—	4	2	—	—	4

Ss: Schliessungsschlag, Ös: Öffnungsschlag

(d) *Mazus.* Die eine Elektrode berührte den Oberlappen einer Narbe und die andere den Unterlappen. Stromrichtung immer von

oben nach unten; Stromquelle 2 Volt; Pause nach jeder Reaktion 1 Stunde. Beispiele:

Material	Schwellenrollenabstand für I. Reaktion durch Ss.	für I. Reaktion durch Ös.	für II. Reaktion durch Ss.	für II. Reaktion durch Ös.	für III. Reaktion durch Ss.	für III. Reaktion durch Ös
1.	4,5 cm.	—	—	6,5 cm.	5,0 cm.	—
2.	—	6,5 cm.	5,0 cm.	—	—	7,0 cm.
3.	5,0	—	—	7,0	5,5	—
4.	—	6,5	5,0	—	—	6,5
5.	5,0	—	—	7,0	5,5	—
6.	—	6,5	5,5	—	—	7,0

Ss: Schliessungsschlag, Ös: Öffnungsschlag

Aus allen den angeführten Beispielen ist ersichtlich, dass die Reizschwelle beim Öffnungsinduktionsschlag tiefer liegt als beim Schliessungsinduktionsstrom, d. h. der erstere stärker wirkt, als der letztere. Bemerkenswert ist, dass nach VERWORN (240, 242, 245) an langsam reagierenden einzelligen Organismen wie *Pelomyxa*, *Orbitolites* u. a. entweder der Schliessungsinduktionsstrom besser einwirkt oder Einzelinduktionsschlag überhaupt unwirksam ist, weil dieser viel zu schnell für die träge Reaktionsgeschwindigkeit dieser Organismen verläuft (vgl. auch 218). Wenn diese Ansicht richtig ist, so weisen die oben angeführten Resultate auf viel schnellere Reaktionsgeschwindigkeit der angewendeten Pflanzenzellen hin.

4. STROMDAUER UND PRÄSENTATIONSZEIT

Für die Entstehung einer Erregung ist nicht nur eine gewisse Intensität, sondern auch eine gewisse Dauer des Reizes nötig. Um also eine sichtbare Reizwirkung hervorzurufen, ist einerseits eine bestimmte minimale Reizstärke (Schwellenwert des Reizes) und andererseits eine bestimmte minimale Reizdauer (Präsentationszeit (50)) erforderlich.

Bei heliotropischen oder geotropischen Krümmungen, welche durch Licht- oder Schwerkraftreize ausgelöst werden, wurde gefunden, dass der Erfolg eben eintrat, wenn das Produkt der Reizintensität und der Einwirkungsdauer eine gewisse Grösse erreicht hatte (6, 26, 80, 81, 175, 211). Diese Gesetzmässigkeit, die als das Reizmengen- oder Hyperbelgesetz bezeichnet wird, soll nach FRÖSCHEL (82) im Tier und Pflanzenreich allgemeine Gültigkeit haben.

Dass eine bestimmte minimale Stromdauer bei elektricher Reizung nötig ist, um eine wahrnehmbare Reaktion zu erzielen, wurde bekanntlich schon bei Protisten, Muskeln u. a. konstatiert (vgl. 22 P. 149). Ich möchte hier einige eigene Versuchsresultate anführen. Es war

leicht zu konstatieren, dass eine bestimmte minimale Stromdauer unbedingt notwendig war, um einen Reizerfolg hervorzubringen, aber die verschiedenen Ergebnisse sind nicht genau genug, um über die Giltigkeit des ebenerwähnten Reizmengengesetzes zu entscheiden.

a. Versuche am strömenden Plasma von *Chara* und *Tradescantia*

Zur Bestimmung der Stromdauer werde ein HIPP'scher Chronometer benutzt. Die Stromstärke wurde mit der Anzahl der angewendeten Elemente oder der Länge des Widerstandes angegeben. Beispiele:

(i) Schliessungserregung an der Kathode (*Chara*)

Länge des Wasserwiderstandes in cm.	Stromdauer in Sekunden	Reaktion
1	0,018	Stillstand
5	0,018	Keine Reaktion
„	0,036	Verzögerung
„	0,185	Stillstand
20	0,035	Keine Reaktion
„	0,150	Verzögerung
„	0,2?3	Stillstand
80	0,043	Keine Reaktion
„	0,195	„
„	0,315	Verzögerung
„	0,482	Stillstand

Stromquelle 4 Volt

(ii) Öffnungserregung an der Anode (*Chara*)

Zahl der Elemente	Stromdauer in Sekunden	Reaktion
2 (4 Volt)	0,378	Keine Reaktion
„	1,497	„
„	4,005	„
„	6,999	Verzögerung
„	28,293	Stillstand
3 (6 Volt)	0,084	Keine Reaktion
„	1,875	Verzögerung
„	10.515	Stillstand

Aus diesen Beispielen geht wenigstens hervor, dass eine bestimmte Stromdauer nötig für eine Erregung des *Chara*-Plasmas ist, und dass diese Dauer abhängig von der Stromstärke ist und um so länger sein muss, je kleiner die letztere. Dasgleiche wurde auch an der *Tradescantia*-Zelle gefunden.

b. Versuche an Ranken von *Cissus*

Es wurden die *Cissus*-Ranken mit konstantem Strom gereizt und eine annähernde Präsentationszeit für die mikroskopisch eben bemerkbare

Schliessungsreaktion bestimmt. Für ein und dasselbe Material war ebenso die Präsentationszeit stets um so länger, je kleiner die Stromstärke. Beispiele:

Material	Stromquelle in Volt	Intrapolare Strecke	Stromdauer mit keiner Reaktion	Stromdauer mit einer sichtbaren Reaktion	ungefähre Präsentationszeit
A	2	1 cm.	5″, 10″, 20″, 30″	40″	30″–40″
	4	„	5″	10″	5″–10″
B	2	„	5″, 10″, 20″, 30″ 40″, 60″	90″	60″–90″
	4	„	5″, 10″	20″	10″–20″

c. Versuche an den Narben von *Mazus*

Es wurden die beiden Elektroden an den Griffel von *Mazus* gelegt und eine konstanter Strom hindurchgeleitet. Es trat eine Reaktion der Narbe bei Stromschliessung erst von einer gewissen Strom-Stärke und -Dauer an auf, falls die Kathode nahe der Narbe, und ebenso eine Reaktion bei Stromöffnung, falls die Anode nahe der Narbe lag. Beispiele:

Material	Stromquelle	Intrapolare Strecke	Stromdauer mit keiner Reaktion	Stromdauer mit einer sichtbaren Reaktion bei Schliessung	Ungefähre Präsentationszeit
A	16 Volt	3 mm.	—	augenblicklich	augenblicklich
B	14	3	augenblicklich	1″	?–1″
C	12	3	1″	2″	1″–2″
D	10	3	1″, 2″	4″	2″–4″
E	8	3	1″, 2″, 4″, 6″	10″	6″–10″

In einer anderen Versuchsreihe wurde der konstante Strom direkt vom oberen Lappen nach dem unteren hindurchgeleitet. Die nacheinander untersuchte Stromdauer war: 0,5″, 1″, 1,5″, 2″, 3″, 4″, 5″, 6″, 7″, 8″, 10″, 12,5″, 15″, 20,″ 25″, 30″, 35″, 40″, 50″, 60″. Beispiele:

Stromquelle in Volt	Ungefähre Präsentationszeit für Schliessungserregung bei Material				
	A	B	C	D	E
2	>60″	>60″	>6c″	>60″	>60″
4	10-12,5″	20–25″	1–1,5″	20–25″	15–20″
8	5 – 6″	8 –10″	0,5–1″	10–12,5″	6 – 7″
16	2 – 3″	3 – 4″	? –0,5″	4 – 5″	3 – 4″

d. Versuche an der *Mimosa*

Folgende Reizmethoden (Benennung nach BOSE (32)) wurden hierbei angewendet:

(i) Direkte intrapolare Methode, d. h. die eine Elektrode am Stengel und die andere am Blattstiel (Fig. 12, a).

(ii) Direkte monopolare Reizmethode, d. h. die eine Elektrode an der unteren Gelenkseite und die andere am Stengel oder Blattstiel (Fig. 12, b).

(iii) Indirekte extrapolare Reizmethode, d. h. die beiden Elektroden an einem Blattstiel (Fig. 12, c).

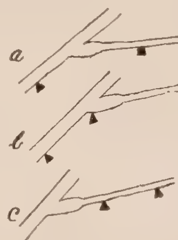


Fig. 12. Erklärung im Text.

Bei allen diesen Reizmethoden wurde stets festgestellt, dass ein sonst wirksamer Strom bei zu kurzer Dauer reaktionslos blieb. Figur 13 sei als ein Beispiel davon angeführt. Auf der R-Linie ist das Vorkommen der Reaktion, wenn vorhanden, auf der S-Linie die Reizdauer und auf der Z-Linie ist die Zeit in Sekunden eingezeichnet.*

Man sieht hier keine Reaktion in a bei einer ca. 1 Sekunde langen Durchströmung, dagegen eine Reaktion in b, wo der Strom länger dauert.

Im folgenden seien einige Versuche als weitere Beispiele angeführt. Die Präsentationszeit wurde mit dem HIPP'schen Chronometer annähernd bestimmt.

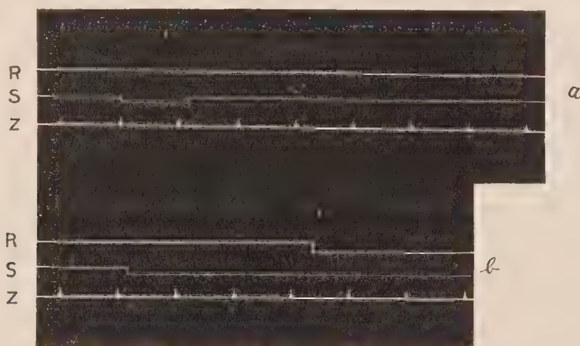


Fig. 13. Erklärung im Text. Intrapolare Reizmethode, 4 Volt, 40 cm. Wasserwiderstand, intrapolare Strecke 2 cm.

(i) Reaktion der Schliessungserregung. Intrapolare Reizmethode; intrapolare Strecke 3 cm., Stromrichtung immer vom Stengel nach dem Blattstiel.

* Zur Registrierung einer Reaktion wurde ein dünner Platindraht am distalen Ende des Blattstiels aufgehängt und ein Quecksilbernapf dicht darunter gebracht, sodass noch bei minimaler Senkung des Blattstiels die untere Spitze des Drahtes die Quecksilberoberfläche berühre nkonnte und dadurch ein Signalstromkreis geschlossen wurde.

Stromquelle	Präsentationszeit bei Material A	B	C
4 Volt	0,414–0,996″	0,522–0,864″	0,237–0,813″
6	0,123–0,300″	0,096–0,324″	0,060–0,237″
8	0,063–0,129″	0,036–0,108″	0,015–0,036″

(ii) Reaktion der Öffnungserregung. Monopolare Methode,* intrapolare Strecke 2 cm. Liess man bei dieser Versuchsanordnung ein Strom (6–8 Volt, 0,007–0,01 Milliampère) vom Stengel nach dem Gelenk hindurchströmen, so entstand eine Reaktion schon in der Stromdauer von einem Bruchteil von einer Sekunde (Schliessungserregung). Ging aber der Strom in umgekehrter Richtung von Gelenk nach dem Stengel, so trat keine Reaktion bei Schliessung ein und war eine bedeutend längere Stromdauer nötig, um eine Reaktion bei der Öffnung hervorzubringen. Die versuchte Stromdauer war: 1″, 2″, 4″, 8″, 15″, 30″, 1′, 2′, 3′, 4′, 5′.

Stromquelle in Volt	Stromstärke in Milliampère	Präsentationszeit bei Material A	B	C
4	0,0133–0,0166	2′ – 3′	3′ – 4′	4′ – 5′
6	0,0200–0,0250	1′ – 2′	2′ – 3′	1′ – 2′
8	0,0283–0,0333	1′ – 2′	1′ – 2′	30″– 1′
10	0,0333–0,0416	30″– 1′	30″– 1′	30″– 1′
12	0.0500–0,0666	1″– 2″	4′ – 8″	15″–30″

Man sieht also, dass die anodische Öffnungsreaktion auffallend stärker von der Stromdauer abhängig ist, und zwar wiederum die Stromdauer um so länger ist, je kleiner die Stromstärke.

Übersieht man nun die oben angeführten Versuchsbeispiele, so ist deutlich, dass die minimale erforderliche Stromdauer oder Präsentationszeit um so grösser ist, je kleiner die Stromstärke.

5. LONGITUDINALE UND QUERE DURCHLEITUNG

An den Nerven und quergestreiften Muskeln wird die der Faserachse vertikale Durchströmung nicht erregend (vgl. 22 P. 554, 15 P. 150; 120, 142, 5). Auch an dem Pseudopodien einiger Rhizopoden wurde festgestellt, dass die der Stromrichtung senkrechten Pseudopodien ganz ruhig bleiben, während die dem Strom parallel oder schräg gestellten deutlich erregt werden (242, 22 P. 255). Eine solche Tatsache ist meines Wissens bisher nicht an pflanzlichen Materialien beobachtet

* Man muss hierbei die dem Gelenk anliegende Elektrode möglichst nahe dem Stengel liegen lassen, weil sonst leicht eine „Anodenschliessungsreaktion“ vorkommen kann (vgl. Kapitel X).

werden. VELTEN (238) spricht z. B. davon, dass die Erregung von *Vallisneria*-Zellen unabhängig von der Einwirkungsrichtung des elektrischen Stromes ist (vgl. auch TSCHIRJEW 235, SACHS 212).

Ich legte eine *Chara*-Zelle in Brunnenwasser oder in 0,75 %ige Kochsalzlösung longitudinal oder quer zwischen den Elektroden und liess einen elektrischen Strom einwirken. Das strömende Protoplasma reagierte zwar gleichartig in beiden Fällen, aber das Plasma pflegt dabei besser durch den längslaufenden Strom erregt zu werden, als durch den querlaufenden. Diese Tatsache war leicht sowohl durch Induktionsstrom als auch durch konstanten Strom zu konstatieren. Beispiel:

Material	Aussenmedium	Schwellenrollenabstand in cm. für Stillstandsreaktion mit einem Induktionsstrom längslaufend	querlaufend
1	Wasser	6,0	4,5
2	,,	5,0	4,5
3	,,	5,5	4,5
4	0,75 % NaCl	5,5	3,5
5	,,	6,0	3,5
6	,,	5,5	4,0

VII. SUMMATION

1. SUMMATION UNTERSCHWELLIGER REIZE

Dass eine Wiederholung einzeln unwirksamer Reize sich zu einer wirksamen Reizwirkung summieren kann, ist an verschiedenen tierischen und pflanzlichen Zellen, wie z. B. bei geotropischer Reizung der Wurzeln (50, 71, 72) bei mechanischer Reizung des *Dionaea*-Blattes (39, 34), der Narbe (157) und Ranke (185) usw. und bei elektrischer Reizung des *Nitella*-Plasmas (123), des *Dionaea*-Blattes (34), des *Mimosa*-Gelenkes (38, 32, 226) u. a. festgestellt worden. Meine Versuchsresultate seien hier kurz angegeben.

a. Das strömende Protoplasma von *Chara* und *Tradescantia*

Das strömende Protoplasma von *Chara* und *Tradescantia* kann durch wiederholte Einwirkung von unterschwelligen Reizen in seiner Strömung verzögert oder sistiert werden, aber erst nach einer gewissen Anzahl solcher Reize. Diese Summation geschieht in der Regel um so leichter, je grösser die Stromstärke und je kleiner das Reizintervall ist. Deswegen kann ein faradischer Strom schon bei einer sehr geringen Stärke der einzelnen Induktionsschläge wirksam sein, wie es bei Muskeln der Fall ist. Aber die Summation wird an pflanzlichen Zellen bei relativ grossem Reizintervall beobachtet. Deshalb benutzte ich ein

Metronom zur Wiederholung der Reize und als Reize immer Öffnungsinduktionsschläge, während dabei Schliessungsschläge mittels eines Abblenders nach KRONECKER ausgeschalten wurden.

Beispiel I.

Material	Rollen-abstand	Reiz-intervall	Anzahl der Reize	Reaktion
A	7 cm.	1/25 Min.	25	Keine sichtbare Reaktion
„	„	1/50	„	„
„	„	1/100	„	Schwache Verzögerung
„	„	1/200	„	Verzögerung und dann kurzer Stillstand
B	6,5 cm.	1/25	25	Schwache Verzögerung
„	„	1/50	„	Starke Verzögerung
„	„	1/100	„	Verzögerung und dann kurzer Stillstand
„	„	1/200	„	Relativ schneller Stillstand, Beginn der Strömung nach ca. 2 Min.

Es fällt also bei gleicher Anzahl der Reize und gleicher Stromstärke die Summation um so günstiger aus, je kleiner der Reizintervall ist.

Beispiel II.

Material	Rollen-abstand	Reiz-intervall	Anzahl der Reize	Reaktion
A	6,5 cm.	1/100 Min.	1	Keine Reaktion
„	„	„	2	„
„	„	„	4	Schwache Verzögerung
„	„	„	8	„
„	„	„	16	Starke Verzögerung
„	„	„	32	2 Min. dauernder Stillstand
„	„	1/200	1	Keine Reaktion
„	„	„	2	Schwache Verzögerung
„	„	„	4	Starke Verzögerung
„	„	„	8	ca. 1,5 Min. dauernder Stillstand
B	6,0 cm.	1/25 Min.	1	Keine Reaktion
„	„	„	2	„
„	„	„	4	Schwache Verzögerung
„	„	„	8	Kurzer Stillstand
„	„	1/50	1	Keine Reaktion
„	„	„	2	„
„	„	„	4	Starke Verzögerung und dann kurzer Stillstand
„	„	1/100	1	Keine Reaktion
„	„	„	2	„
„	„	„	4	Starke Verzögerung und dann kurzer Stillstand

Bei gleicher Stromstärke folgt also die Summation nach einer geringeren Anzahl der Reize, je kleiner der Reizintervall ist.

Beispiel III. Versuch an ein und demselben Material.

Rollen-abstand	Reiz-intervall	Anzahl der Reize	Reaktion
8 cm.	1/50 Min.	1, 2 od. 4	Keine Reaktion
,,	,,	8	Schwache Verzögerung
,,	,,	16	Ziemlich starke Verzögerung
,,	,,	32	Kurzer Stillstand
7 cm.	,,	1 od. 2	Keine Reaktion
,,	,,	4	Schwache Verzögerung
,,	,,	8	Starke Verzögerung
,,	,,	16	Kurzer Stillstand
6 cm.	,,	1	Schwache Verzögerung
,,	,,	2	Starke Verzögerung
,,	,,	4	Kurzer Stillstand
8 cm.	1/100 Min.	1, 2 od. 4	Keine Reaktion
,,	,,	8	Schwache Verzögerung
,,	,,	16	Starke Verzögerung
,,	,,	32	Kurzer Stillstand
7 cm.	,,	1 od. 2	Keine Reaktion
,,	,,	4	Ziemlich starke Verzögerung
,,	,,	8	Kurzer Stillstand
6 cm.	,,	1	Schwache Verzögerung
,,	,,	2	Starke Verzögerung
,,	,,	4	Kurzer Stillstand
8 cm.	1/200 Min.	1, 2 od. 4	Keine Reaktion
,,	,,	8	Schwache Verzögerung
,,	,,	16	Kurzer Stillstand
7 cm.	,,	1	Keine Reaktion
,,	,,	2	Schwache Verzögerung
,,	,,	4	Starke Verzögerung und dann kurzer Stillstand
,,	,,	8	Kurzer Stillstand
6 cm.	,,	1	Schwache Verzögerung
,,	,,	2	Starke Verzögerung und dann kurzer Stillstand

Zur Summation ist also eine um so grössere Anzahl der Reize nötig, je kleiner die Stromstärke und je grösser der Reizintervall ist.

Die nämlichen Ergebnisse zeitigten sich auch an der *Tradescantia*.

b. *Mimosa*-Gelenk, *Mazus*-Narbe und *Cissus*-Ranke

Die Summation der an sich unterschwelligen Induktionsschläge wurde ebenso auch am *Mimosa*-Gelenk (des primären Blattstieles und der Fiederblättchen), der *Mazus*-Narbe und an *Cissus*-Ranken beobachtet. Liess man z. B. Öffnungsinduktionsschläge in einem bestimmten Intervalle

vom Oberlappen zum Unterlappen der *Mazus*-Narbe hindurchfliessen, so war die zur Erzeugung einer Reaktion notwendige geringste Anzahl der Reize stets um so kleiner, je stärker der Einzelreiz war.

Beispiel: *Mazus*-Narbe, intrapolare Reizmethode.

Material	Rollenabstand	Minimale Anzahl der Reize
1.	6,0 cm.	1
2.	6,5	2
3.	7,0	3
4.	7,5	3
5.	7,5	4
6.	7,5	7
7.	8,0	8
8.	8,5	bis 10 negativ

Stromquelle 2 Volt, Reizintervall 1/200 Min. Zimmertemperatur 15°C.

Ein zweites Beispiel an der *Mimosa* sei angeführt. Hier wurden ein Paar gegenüberstehende Fiederblättchen intrapolar mit Öffnungsschlägen gereizt; jede Elektrode berührte die Spitze jedes Blättchen. Beispiel: *Mimosa*-Fiederblättchengelenk, intrapolare Reizmethode.

Material	Rollenabstand	Reizintervall	Anzahl der Reize und Reaktion
A	6,5 cm.	1/100 od. 1/200 Min.	bis 25 negativ
„	6,0	1/100	„
„	6,0	1/200	bei 3 positiv *
B	6,5	1/100 od. 1/200	bis 25 negativ
„	6,0	1/100	„
„	6,0	1/200	bei 4 positiv *
C	6,0	1/100 od. 1/200	bis 25 negativ
„	5,5	1/100	bei 2 positiv *
D	6,5	1/100 od. 1/200	bis 25 negativ
„	6,0	1/100	„
„	6,0	1/200	bei 4 positiv *
E	7,0 od. 6,5	1/100 od. 1/200	bis 25 negativ
„	6,0	1/100	„
„	6,0	1/200	bei 3 positiv *
F	6,5	1/100 od. 1/200	bis 25 negativ
„	6,0	1/100	bei 3 positiv *

* In der Regel reagierte zuerst das anodenseitige Blättchen (vgl. Kapitel X).

Wurde der WAGNER'sche Hammer ins Induktorium eingeschaltet, um die Frequenz zu steigern, so konnte der Schwellenrollenabstand bis 8 cm. vergrössert werden.

2. SUMMATION BEI ZWEI AUFEINANDER FOLGENDEN EINZELN WIRKSAMEN REIZEN

Treffen den Muskel zwei wirksame Momentanreize nacheinander, so ist die Wirkung verschieden je nach der Zeit, welche zwischen den beiden Reizen vergeht:— 1) Ist die Zeitdifferenz zwischen den beiden Reizen grösser als die Zuckungsdauer, so erfolgt einfach eine zweite Zuckung. 2) Ist die Zeitdifferenz kleiner als die Zuckungsdauer, so erscheint die durch den zweiten Reiz verursachte Zuckung auf die erste aufgesetzt und die Wirkung wird vergrössert: Summation der Zuckungen. 3) Ist die Zeitdifferenz kleiner als die Latenzzeit, so erfolgt eine Summierung nur für untermaximale Reize, dagegen nicht für maximale Reize (vgl. 139 P. 494).

Eine ähnliche Erscheinung war auch leicht an der *Chara*-Zelle zu sehen. Ich liess zwei aufeinander folgende, gleichstarke und gleichgerichtete Öffnungsinduktionsschläge in verschiedenen Intervallen einwirken. Versuche wurden sowohl bezüglich der Verzögerungsreaktion als auch der Stillstandsreaktion am Kathodenende der Zelle ausgeführt. Die Versuchsresultate waren die folgenden: 1) Falls der zweite Reiz die Zelle nach vollständigen Ablauf der Reaktion durch den ersten Reiz traf, so trat die Reaktion wie gewöhnlich ein. 2) Falls aber der zweite Reiz noch während des zurückgehenden Stadiums zur Wirkung kam, so summierten sich die beiden Reaktionen aneinander und es wurde dadurch die Reizwirkung mehr oder weniger verstärkt. 3) Falls der zweite Reiz im Stadium des Reaktionsgipfels oder noch ein wenig früher einwirkte, so wurde dadurch die durch den ersten Reiz verursachte Reaktion verstärkt.

Beispiele: Die Geschwindigkeit der Plasmaströmung (Zeit für 0,1 mm.-Bewegung) ist mit der Anzahl der Metronomschläge von je 0,3 Sek. ausgedrückt.

a. Verzögerungsreaktion (Fig. 14), Rollenabstand 8 cm., Der zweite Reiz folgte dem ersten Reiz nach (1) 3 Min. (2) 1,5 Min. und (3) 1 Min.

	vor der Reizung	direkt nach Reizung	Geschwindigkeit nach 0,5′	1′	1,5′	2′	2,5′	3′	3,5′	4′	4,5′
1.	9	12	16	25	17	11	9	9(11)*	16	22	16
2.	9	12	14	20	14(18)*	34	38	18	12	11	10
3.	9	12	17	22(130)*	50	20	17	15	14	13	12

5′	5,5′	6′	6,5′	7′	7,5′
12	10	9	9	—	—
10	9	9	—	—	—
11	11	10	10	9	9

* Direkt nach der zweiten Reizung.

b. Die Stillstandsreaktion (Fig. 15), Rollenabstand 5 cm. Der zweite Reiz folgte dem ersten nach (1) 10 Min., (2) 3 Min. und (3) 10 Sek.

	Geschwindigkeit vor der Reizung	direkt nach Reizung	nach 1′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′	9′	10′	11′	12′	13′
1.	10	S	50	40	30	25	20	16	14	12	10	10 S*	80	60	30
2.	10	S	70	24	16 S*	S	40	20	18	18	16	16	16	15	14
3.	10	S S*	S	S	S	140	120	80	30	25	25	22	20	18	16
			14′	15′	16′	17′	18′	19′	20′	21′	22′	23′	24′	25′	
1.			20	18	18	16	16	14	14	12	10	10	10	10	
2.			13	12	11	10	10	—	—	—					
3.			16	14	14	12	12	11	10	10					

* Direkt nach der zweiten Reizung. S: Stillstand.

Diese Beispiele sind graphisch in der Figur 14 und 15 wiedergegeben

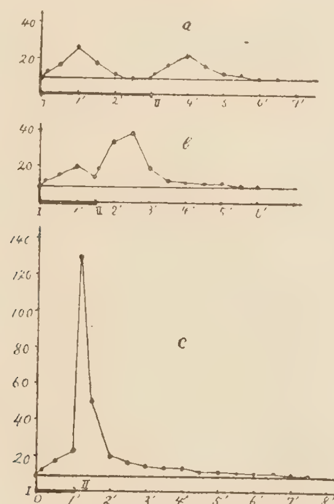


Fig. 14. Erklärung im Text.

Eine ähnliche Verstärkung der durch den ersten Reiz verursachten Reaktion durch einen zweiten folgenden Reiz von gleicher Stärke war auch an den Ranken zu konstatieren. Dagegen war es nicht der Fall ad dem *Mimosa*-Gelenk sowie an der *Mazus*-Narbe, was dafür spricht, dass diese beiden dem Alles- oder Nichtsgesetz folgen.

3. „TETANUS“

Treffen den Muskel zahlreiche schnell aufeinander folgende Reize, so kommt eine dauernde Verkürzung zustande, welche als „Tetanus“ bezeichnet wird (vgl. 139 P. 495). Nach BRUNN (38) kommt eine

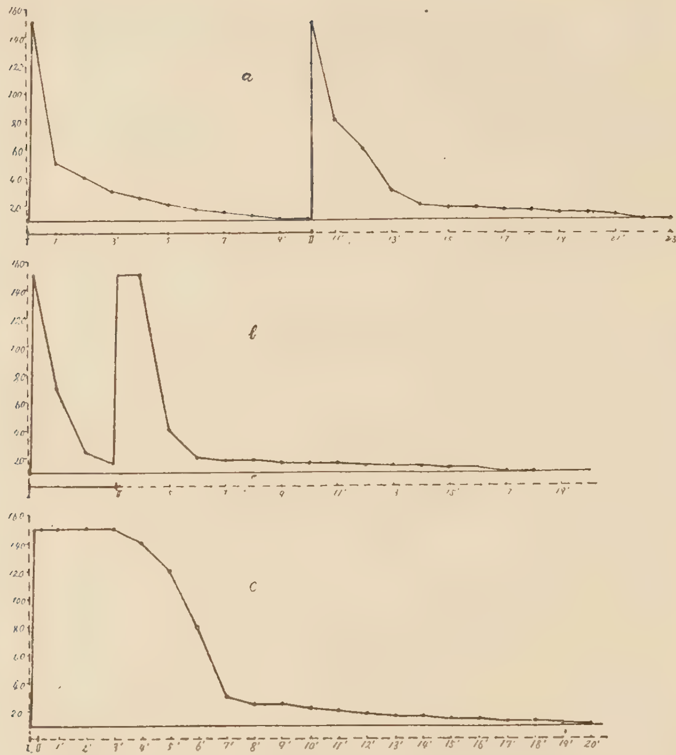


Fig. 15. Erklärung im Text.

„tetanus"-artige Reaktion an den *Oxalis*-, *Amicia*-Blattgelenk und *Dionaea*-Blatt vor, dagegen nicht an dem *Mimosa*-Blattgelenk und vielleicht auch an dem *Cynareen*-Filament. Nach BOSE (32) ist das Gelenk von *Desmodium gyrans* nicht tetanisierbar. LUTZ (157) fand an der *Mimulus*-Narbe, dass die Narbenlappen bei wiederholter, mechanischer Reizung eine neue Gleichgewichtslage einnehmen und geschlossen bleiben, also tetanusartig reagieren.

a. *Chara*-Zelle

Wie zu erwarten war, konnte ich an der *Chara*-Zelle leicht eine tetanusartige Wirkung feststellen. Als ich eine Reihe von an und für sich schon eine Stillstandsreaktion veranlassenden gleichgerichteten Öffnungsschlägen auf eine *Chara*-Zelle einwirken liess, so war die Wirkung verschieden je nach der Länge des Reizintervalls. Bei relativ grossem Reizintervall trat eine remittierende, bei kleinerem Intervall aber eine kontinuirliche Reaktion auf.

Beispiel I. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 2 Min., Anzahl der Reize 5 (Fig. 16, a). S: Stillstand.

Nummer der Reize	Reaktionsverlauf direkt nach Reizung	Beginn der Plasmaströmung	Geschwindigkeit der Plasmaströmung nach 2 Min.
I.	S	nach 45''	ein wenig verzögert
II.	S	1'	ziemlich stark verzögert
III.	S	1'10''	stark verzögert
IV.	S	1'15''	sehr stark verzögert
V.	S	1'20''	noch stärker verzögert, nach 5 min. war die Geschwindigkeit schwach verzögert, nach 10 Min. nur wenig verzögert, nach 15 Min. ganz normal

Beispiel II. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 1 Min., Anzahl der Reize 5 (Fig. 16, b). S: Stillstand.

Nummer der Reize	Reaktionsverlauf direkt nach Reizung	Beginn der Plasmaströmung	Geschwindigkeit der Plasmaströmung nach 1 Min.
I.	S	nach 30''	schwach verzögert
II.	S	45''	stark verzögert
III.	S	55''	sehr stark verzögert
IV.	S		Stillstand.
V.	S		Stillstand; nach 1 Min. 15 Sek Beginn der plasmaströmung, nach 5 Min. die Geschwindigkeit derselben schwach verzögert, nach 10 Min. ein wenig verzögert, nach 15 Min. ganz normal

Beispiel III. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 30 Sek., Anzahl der Reize 10 (Fig. 16, c). S: Stillstand.

Nummer der Reize	Reaktionsverlauf direkt nach Reizung	Beginn der Plasmaströmung	Geschwindigkeit der Plasmaströmung nach 30 Sekunden
I.	S	nach 25''	sehr schwach verzögert
II.	S	30''	fast stillstehend
III.	S		Stillstand.
IV–X.	S		Stillstand; nach 1 Min. Beginn der Plasmaströmung, nach 5 Min. die Geschwindigkeit schwach verzögert, nach 15 Min. normal

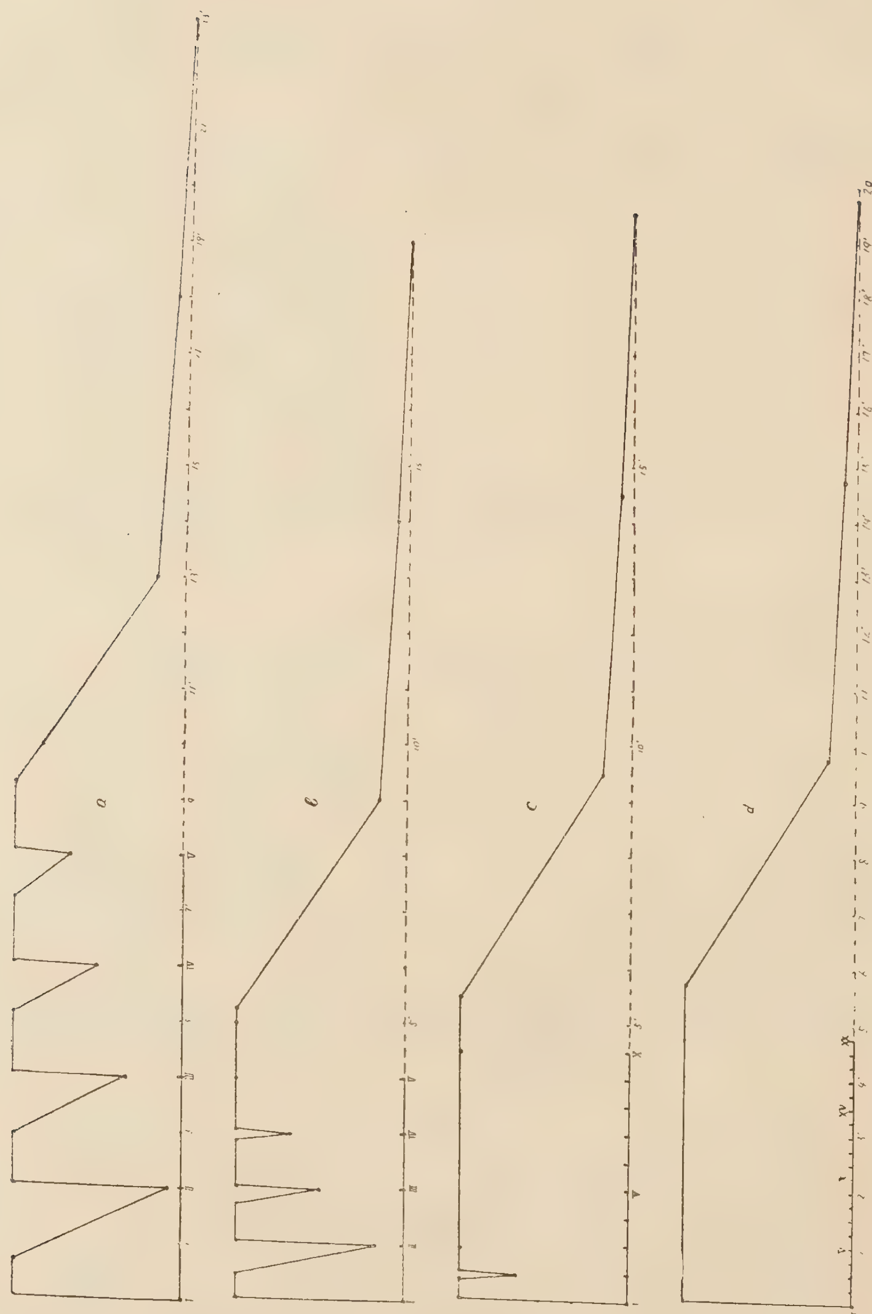


Fig. 16. Erklärung im Text.

Beispiel IV. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 15 Sek., Anzahl der Reize 20 (Fig. 16, d):—Direkt nach der ersten Reizung eine Stillstandsreaktion, dann dauernd stillstehend bis nach der letzten Reizung, dann nach 1 Min. Beginn der Plasmaströmung, nach 5 Min. die Geschwindigkeit schwach verzögert, nach 10 Min. ein wenig verzögert, nach 15 Min. fast normal.

Beispiel V. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 6 Sek., Anzahl der Reize 50:— Von der 1. bis zur 50. Reizung dauernd stillstehend, dann nach 1 Min. Beginn der Plasmaströmung, nach 5 Min. die Geschwindigkeit schwach verzögert, nach 10 Min. ein wenig verzögert, nach 15 Min. fast normal.

Diese Beispiele sind schematisch in der Figur 16 erläutert.

Zu erwähnen ist, dass das zur Veranlassung des Tetanus nötige grösste Reizintervall bei dem *Chara*-Plasma auffallend grösser ist als bei den Muskeln, wie das bei langsamer Reaktionsgeschwindigkeit des ersteren ja auch zu erwarten ist.

Weiter ist das Restitutionsstadium der tetanusartigen Reaktion viel länger, als bei der Einzelreaktion, wie das aus den folgenden Beispielen zu ersehen ist. Beispiel: Ein und dieselbe *Chara*-Zelle, Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5,5 cm., Geschwindigkeit der Plasmaströmung (Zeit für 0,1 mm.-Bewegung) mit der Anzahl der Metronomschläge von je 0,3 Sek. angegeben.

Geschwindigkeit (S: Stillstand)

	vor der Reizung	direkt nach Reizung	nach 1′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′	9′	10′	11′	12′
1. Ein Reiz	12	S	40	24	18	16	14	14	12	12	—	—	—	—
(Pause: 20 Minuten)														
2. 2 Reize*	12	S	S	100	80	70	40	30	20	20	18	16	14	14
(Pause: 20 Minuten)														
3. 5 Reize**	12	S	S	S	S	120	100	80	40	30	30	30	25	25
(Pause: 1 Stunde)														
4. Ein Reiz	12	S	40	30	26	24	18	16	16	14	14	12	12	—

	13′	14′	15′	16′	17′	18′	19′	20′	21′	22′	23′
1. Ein Reiz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. 2 Reize*	12	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. 5 Reize**	25	20	20	18	16	16	16	14	14	12	12
4. Ein Reiz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Reizintervall 15 Sek.

** Reizintervall 30 Sek.

Erwähnt sei ferner die Tatsache, dass der „Tetanus" des strömenden Plasmas nicht nur durch eine Reihe von Stillstandsreizen, sondern auch durch solche der Verzögerungsreize oder sogar der unterschwelligen Reize entstehen kann. Selbstverständlich muss bei den letzteren Fällen das Reizintervall kleiner und die Anzahl der Reize grösser sein, je schwächer die Stromstärke ist. Und hierbei ist eine maximale Grenze seitens des Reizintervalls und eine minimale seitens der Reizstärke vorhanden, um den „Tetanus" zu ermöglichen. Wenn z. B. gleichgerichtete Öffnungsinduktionsschläge (Schliessungsschläge abgeblendet) beim Rollenabstand 8 cm. im Reizintervall (1) von 1/50 Min. (2) von 1/100 Min. und (3) von 1/200 Min. stets 1 Min. lang einwirken gelassen wurden, so reagierte das Plasma beziehungsweise (1) mit keiner Reaktion, (2) mit einer ziemlich starken und (3) mit einer äusserst starken Verzögerungsreaktion. Wenn aber dieselben Versuche beim 7 cm.-Rollenabstand ausgeführt wurden, wo der Einzelinduktionsschlag noch unter dem Schwellenwert lag, so war schon beim Reizintervall von 1/50 Min. eine tetanusartige Reaktion zu sehen, indem das Plasma ca. 30 Sekunden nach dem Beginn der Reizung zum Stillstand überging und während der Reizdauer stillstehen blieb. Ferner bewirkte bei 6 cm.-Rollenabstand, da ein Einzelschlag eine Verzögerungsreaktion hervorrief, die Reizserie schon im Reizintervall von 1/4 Min. einen anfangs diskontinuirlichen, aber schon nach einigen Reizen vollständig kontinuirlichen Stillstand.

b. Die Ranken

An *Cissus*- und *Cucurbita*-Ranken wurde die Krümmung durch Wiederholung von schwachen, aber schon einzeln wirksamen Reize immer mehr verstärkt, was vermutlich für die Tetanisierbarkeit dieser Gebilde spricht.

c. Die *Mazus*-Narbe

Der Versuch wurde an 2 Narben ausgeführt. Die eine (A) diente als Kontrolle und wurde zuerst mit einem Öffnungsinduktionsschlag bei bestimmtem Rollenabstand gereizt, die Kathode an der Basis der Narbe und die Anode 3 mm. unterhalb derselben an dem Griffel angelegt. Die andere Narbe (B), als eigentliches Versuchsmaterial, wurde dann gleich mit derselben Reizmethode und mit demselben Öffnungsschlag in einem bestimmten Intervall wiederholt gereizt. Der Reaktionsverlauf der beiden Narben (A und B) wurde alsdann miteinander verglichen. Dabei wurde die Stellung der Lappen zahlenmässig notiert, und zwar in der Weise, dass vollständiger Schluss der Lappen als 0, vollständiges Geöffnetsein als 10, ein fünfteliges als 2, eine Öffnung zu 2/5 als 4 u. s. w. bezeichnet wurden.

Beispiel I. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 5 cm., Reizintervall 10 Min., Zimmertemperatur 15,5°C.

	B			A		
Zeit	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander
Beginn	I	+	0	I	+	0
nach 10′	II	—	0			0
20′	III	—	⊕			⊕
23′			2			2
30′	IV	—	4			4
40′	V	—	8			8
50′	VI	—	10			10
60′	VII	—	10	II	+	0

+ : Eintreten der Reaktion, — : Ausbleiben derselben, ⊕ : Tendenz zur Öffnung.

Beispiel II. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 4 cm., Reizintervall 10 Min., Zimmertemperatur 15,5°C.

	B			A		
Zeit	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander
Beginn	I	+	0	I	+	0
nach 10′	II	—	0			0
20′	III	—	0			⊕
23′			0			2
30′	IV	—	⊕			4
32′			1			5
40′	V	—	4			6
50′	VI	+	0			8
60′	VII	—	0	II	+	0

Zeichen wie in Beispiel I.

Beispiel III. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 4 cm., Reizintervall 1 Min.,* Zimmertemperatur 16°C.

	B			A		
Zeit	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander
Beginn	I	+	0	I	+	0
nach 10′	XI	—	0			0
20′	XXI	—	0			0
30′	XXXI	—	0			⊕
35′	XXXVI	—	0			1
40′	XLI	—	⊕			3

* Mittels einer BOWDITSCH'schen Kontaktuhr (vgl. 230 P. 57)

47′	XLVIII	–	1			
50′	LI	–	1			
60′	LXI	–	2			10
70′	LXXI	–	4			10
80′	LXXXI	–	5			10
90′	XCI	–	6			10
100′	CI	–	6			10
110′	CXI	–	7			10
117′	CXVIII	+	0			10
120′	CXXI	–	0	II	+	0

Zeichen wie im Beispiel I. Dieses Beispiel ist schematisch in Figur 17 dargestellt.

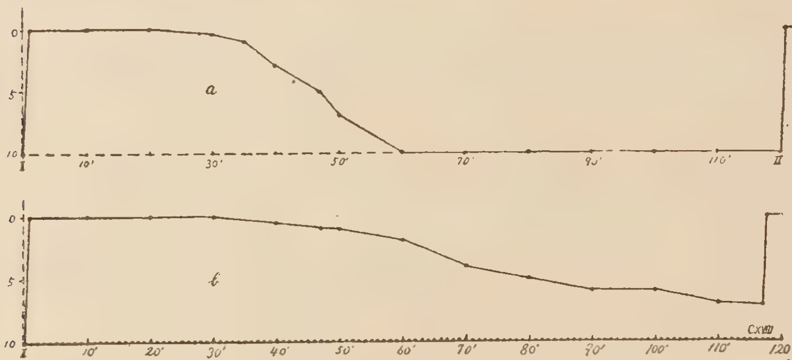


Fig. 17. Erklärung im Text.

Beispiel IV. Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 6 cm., Reizintervall 1 Min., Zimmertemperatur 16°C.

	B			A		
Zeit	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander	Nummer der Reize	Reaktion	Stellung beider Lappen gegeneinander
Beginn	I	+	0	I	+	0
nach 10′	XI	–	0			0
20′	XXI	–	0			⊕
25′	XXVI	–	0			1
30′	XXXI	–	⊕			3
33′	XXXIV	–	1			4
40′	XLI	–	4			5
50′	LI	–	6			6
60′	LXI	–	7			8
70′	LXXI	–	8			9
80′	LXXXI	–	9			10
90′	XCI (Pause: 5 Min.)	–	10			10
95′	XCII (Pause: 5 Min.)	–	10	II	+	0
100′	XCIII	+	0			0

Zeichen wie im Beispiel I.

Aus diesen Beispielen geht hervor, 1) dass die Reaktion der *Mazus*-Narbe sich während der aufeinanderfolgenden Reizung allmählich erholt, ohne eine neue tetanusartige Gleichgewichtslage anzunehmen, und 2) dass der Verlauf der Erholung, je kleiner das Reizintervall und je grösser die Reizstärke ist, um so mehr verzögert wird, und schliesslich 3) dass die zweite Reaktion trotz fortwährender Reizung erst nach einer gewissen Erholung von der ersten Reaktion eintritt. Dieses Verhalten der *Mazus*-Narbe gegen rhythmische elektrische Reizung ähnelt sehr demjenigen des Herzmuskels (139 P. 115, 232). Nacheinander folgende Reize fallen in das Refraktärstadium der ersten Reaktion, sodass durch sie keine Reaktion entsteht, bis die Erregbarkeit sich bis zum gewissen Grade erholt.

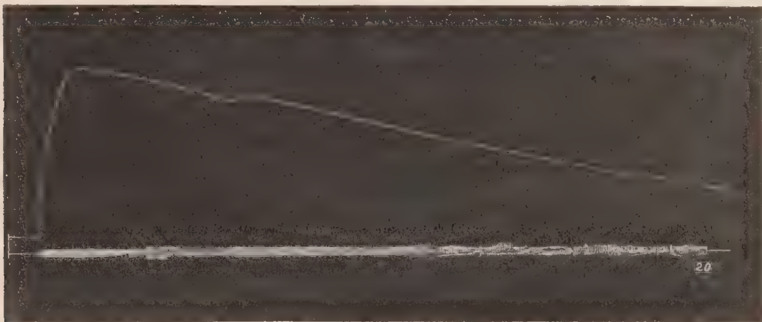


Fig. 18. Reaktionsverlauf an einem *Mimosa*-Gelenk, 20 Min. lang mit einer Serie je 1 Sek. aufeinanderfolgender Öffnungsschläge; Rollenabstand 1 cm. Eine schwache zweite und eine schwächere dritte Reaktion sichtbar.

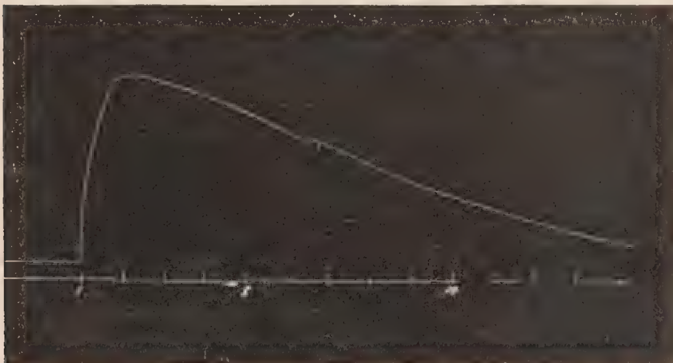


Fig. 19. Reaktionsverlauf eines *Mimosa*-Gelenkes, von 14 je 1 Min. aufeinanderfolgender Öffnungsschälge getroffen. Eine dem dritten Reiz entsprechende, kaum bemerkbare und eine dem sechsten Reiz entsprechende etwas stärkere Reaktion zu ersehen.

d. Das *Mimosa*-Gelenk

Wird ein Gelenk intrapolar mit einer Serie von Induktionsschlägen gereizt, so erholt sich allmählich die durch den ersten Reiz veranlasste Blattsenkung trotz der weiteren Reizung, obwohl der Verlauf dieser Erholung stärker verzögert wird, wenn das Intervall der rhythmischen Reizung kleiner ist. Erholt sich die Blattsenkung bis zu einem gewissen Grad, so kommt eine zweite schwächere Senkung zustande und nachher wiederum eine dritte u. s. w. Die Frequenz dieser rhythmischen Senkungsreaktion ist um so geringer, je kleiner das Reizintervall. Bei äusserst langsam aufeinanderfolgenden Reizen kann jedem Reiz entsprechend eine Reaktion eintreten. Also verhält sich das *Mimosa*-Gelenk bei rhythmischer Reizung wie die *Mazus*-Narbe. Einige Beispiele der registrierten Kurven seien hier als Figur 18, 19 und 20 angeführt.

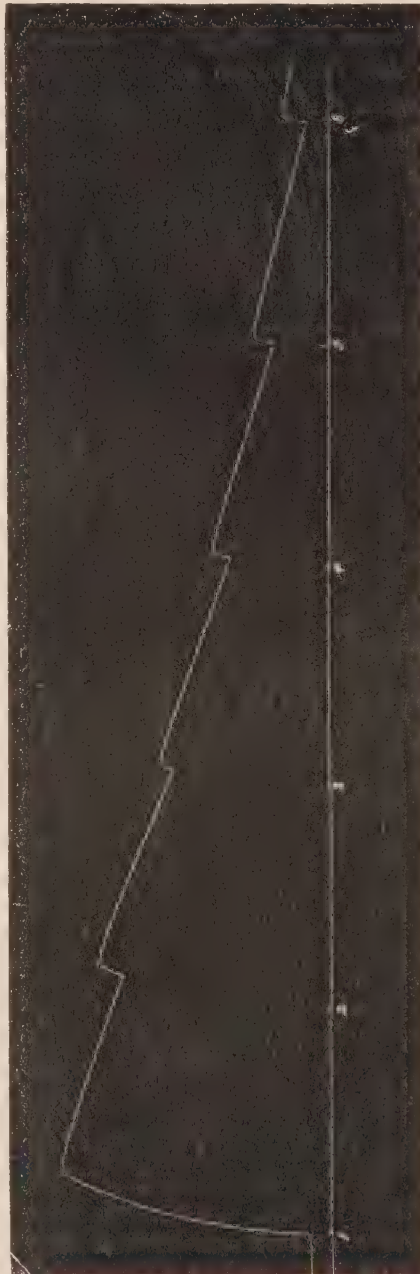


Fig. 20. Reaktionsverlauf eines *Mimosa*-Gelenkes, von der je 5 Min. aufeinanderfolgenden Öffnungsschläge getroffen. Jedem Reiz entspricht je eine Senkung des Blattes.

Übersieht man nun die oben erwähnten Versuchsresultate, so kommt eine dem Muskeltetanus ähnliche Reaktion an dem strömenden Plasma von *Chara* und wahrscheinlich auch an den Ranken, während es nicht der Fall bei der *Mazus*-Narbe und dem *Mimosa*-Gelenk ist, wieder ein Beweis, dass diese beiden letzteren dem Alles-oder-Nichtsgesetz folgen.

VIII. ERREGUNGSLEITUNG

Es wird allgemein in der Physiologie anerkannt, dass alle lebendige Substanz die Fähigkeit der Reizleitung oder besser der Erregungsleitung besitzt und diese eben eine wichtige Eigenschaft des Protoplasmas selbst ist, und doch wird an pflanzlichen Objekten vielfach von einer nicht plasmatischen Reizleitung gesprochen. Über die pflanzliche Reizleitung sind die nachfolgend kurz skizzierten, verschiedenen Ansichten in der bisher erschienenen Litetatur zum Ausdruck gebracht worden:

A. Reizleitung als physiologische Funktion der lebendigen Substanz 1) durch Plasmaverbindungen zwischen den Zellen (z. B. bei Wurzeln (176, 50), bei Ranken (185), bei der Narbe (179), bei *Biophytum* (98), bei der *Nitella*-Zelle (123)) oder 2) durch Parenchymzellen (z. B. bei Ranken (70), bei Narben (103, 38, 157), bei *Mimosa* (196, 32), bei *Cynareen*-Filament (38), bei Heliotropismus der Keimlinge (206, 207)).

B. Reizleitung als rein physikalischer Vorgang 1) durch Wasserbewegung im Gefässbündel (z. B. bei *Mimosa* (183)), 2) durch Verändrung des hydrostatischen Druckes in besonderen Schlauchzellen (z. B. *Mimosa* (100, 101)).

C. Reizleitung hauptsächlich als physikalischer Vorgang, und zwar durch Zellwand oder durch Wasser in der Zellwand (z. B. bei *Mimosa Oxalis*, *Biophytum* (160, 161)).

Man sieht also, dass auch in der Pflanzenphysiologie meist eine Leitung durch das Protoplasma angenommen wird, es sei denn, dass dieselbe bei gewissen Pflanzen wie bei der *Mimosa* bestritten wird (vgl. auch 99, 67).

1. ERREGUNGSLEITUNG DES STRÖMENDEN PLASMAS

Die Fortleitung der Stillstandsreaktion in der *Nitella*-Zelle wurde schon von HÖRMANN (123) beschrieben. Nach ihm kann die Stillstandserregung nicht nur von einer gereizten Stelle zur anderen innerhalb einer Zelle, sondern auch in die benachbarte Internodalzelle fortgepflanzt werden, so dass eine reizleitende, plasmatische Verbindung zwischen den Zellen vermutet wird.

Wird nun die ins Wasser hervorragende Endpartie einer in Vaselin eingebetteten *Chara*-Zelle lokal mit einem Induktionsschlag gereizt, so entsteht sofort ein lokalisierter Stillstand der Plasmaströmung an der betreffenden Zellpartie, welcher sich dann nach dem anderen Ende der Zelle verbreitet, bis schliesslich das ganze Zellplasma stillsteht. Bei starkem Reize geht diese Verbreitung rasch vor sich, während bei schwachem die Plasmaströmung der nicht direkt gereinzten Partie nur ver-

zögert oder gar nicht beeinflusst wird. Man findet hier also eine Analogie mit dem Rhizopodenprotoplasma, an welchem die Geschwindigkeit und der Umfang der Leitung, sowie die Intensität der Erregungswelle Funktionen der Reizintensität sind und sich in gleichem Sinne mit derselben ändern, wie das VERWORN beobochtet hat (245 P. 111). Die Erregungsleitung von einer Zelle zur benachbarten, wie sie von HÖRMANN (123) an der *Nitella* beobachtet wurde, konnte ich nur selten an der *Chara*-Zelle konstatieren, und zwar zeigte sich, wenn es der Fall war, nur eine schwache Verzögerung der Plasmaströmung in der benachbarten Zelle, trotz ausgeprägten Stillstandes in der direkt greizten Zelle.

Mann könnte vielleicht einwenden, dass der Stillstand oder die Verzögerung an der nicht direkt gereizten Stelle nur passiv wegen der Blockierung der Strömung eben durch Stillstand des direkt gereizten Plasmas zustande käme. Dass dieser Einwand jedoch nicht richtig ist, geht aus der Tatsache hervor, dass das Plasma nicht wie etwa Wasser in einem Rohr fortströmt und dass man häufig beobachten kann, dass wenn das Plasma teilweise an einem Zellende stillsteht, eine neue kürzere Rotations-Bahn gebildet und so der unbewegliche Teil zeitweise ausgeschaltet wird (Fig. 21). Man könnte nun vielleicht vermuten, dass bei elektrischer Reizung auch das Plasma des im Vaselin liegenden Zellteils direkt durch eine Stromschleife gereizt würde. Aber die Tatsache, dass auch die durch mechanische Reizung lokal erzeugte Stillstandsreaktion sich ebenso in die ganze Zelle verbreitet, wird diesen Einwand entkräftigen.

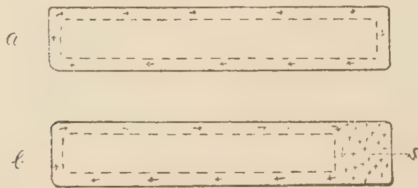


Fig. 21. Schema der Strömungsbahn des *Chara*-Plasmas. a. normale Zelle, b. einseitig gereizte Zelle, s. stillstehende Partie.

2. ERREGUNGSLEITUNG IM GEWEBE

a. Ranken

Wie oben vielfach erwähnt, pflegt die Krümmung der Ranken bei dauernder Einwirkung eines konstanten Stromes sich immer mehr zu vergrössern. Dieselbe beschränkt sich anfangs nur auf die direkt gereizte Stelle, um sich dann weiter auszubreiten und so immer stärker zu werden. Bei den Cucurbitaceen-Ranken wird bei stärkerer Reizung schliesslich die ganze Strecke wirbelartig gekrümmt, wenngleich nur eine kleine Partie davon direkt gereizt wird. Diese Ausbreitung wird zwei-

fellos durch Leitung der Erregung zustande kommen, wie es auch bei mechanischer Reizung angenommen wird (185). Dass nun diese Ausbreitung der Krümmung umso grösser und rascher ist, je stärker der Reiz, kann möglicherweise durch Wirkung der Stromschleife bei stärkerer Reizung verursacht sein. Aber da die Krümmung am stärksten an der gereizten Stelle ist, so kann man annehmen, dass die Reizleitung an der Ranke dem Typus des soeben erwähnten Rhizopodenpseudopodiums gehört (245).

Die interzellulare Plasmaverbindung, welche von vielen Autoren, wie STRASBURGER (227) u. A., sehr verbreitet im Pflanzenreich gefunden wird, ist auch im Rankengewebe deutlich erkennbar (185). Deswegen liegt es nahe, anzunehmen, dass die Erregungsleitug an den Ranken durch diese plasmatische Verbindung vermittelt wird, wie das PFEFFER (185) vermutet.

b. *Mazus*-Narbe

Eine lokal durch elektrische Reizung erzeugte Erregung in einem Lappen der *Mazus*-Narbe wird weiter nach dem anderen Lappen fortgepflanzt, so dass ein Lappenschluss zustande kommt. Eine solche Erregungsleitung wurde bei mechanischer Reizung von HECKEL (103), OLIVER (179), LUTZ (157) u. A. an Narben von *Mimulus*, *Torenia*, *Martinia* beobachtet. OLIVER (179) meint, diese Erregungsleitung sei durch die plasmatischer Kontinuität der Zellen bedingt, was meiner Ansicht nach auch für die *Mazus*-Narbe gilt.

c. *Mimosa*

Um die Geschwindigkeit der Erregungsleitung zu messen, wurde ein Blattstiel zuerst an einem 2,5 cm. vom Gelenk entfernten Punkte durch einen stärken Öffnungschlag gereizt und die Reaktionszeit (Latenzzeit) der Reaktion der Blattgelenke mittels HIPP'schen Chronometers gemessen. Nach vollständiger Erholung des betreffenden Blattes wurde dann die gleiche Reizung an einem 0,5 cm. vom Gelenk entfernten Punkte des Blattstiels ausgeführt und wiederum die Reaktionszeit bestimmt. Die Differenz dieser zwei Reaktionszeiten ist selbstverständlich nichts anderes, als die Zeitfrist der Reizleitung vom ersten Punkte zum zweiten oder für 2 cm. Die Versuchsresultate:

Nummer des Materials	erste Reaktionszeit	zweite Reaktionszeit	Differenz	Entfernung beider Punkte	Geschwindigkeit in mm. pro Sek.
1.	4,947 Sek.	1,671 Sek.	3,276 Sek.	20 mm.	6,11 mm.
2.	4,797	1,263	3,534	„	5,66

Nummer des Materials	erste Reaktionszeit	zweite Reaktionszeit	Differenz	Entfernung beider Punkte	Geschwindigkeit in mm. pro Sek.
3.	4,539	0,978	3,561	20 mm.	5,62
4.	5,010	1,419	3,591	„	5,56
5.	5,010	1,356	3,654	„	5,47
6.	5,079	1,374	3,705	„	5,40
7.	4,071	0,966	3,744	„	5,36
8.	4,956	1,185	3,771	„	5,30
9.	5,109	1,029	4,017	„	4,98
10.	6,012	0,663	5,349	„	3,73

Stromquelle 2 Volt, Rollenabstand 0 cm., Zimmertemperatur 23° C.

Die Resultate an verschiedenem Material sind also annähernd übereinstimmend, und die Geschwindigkeit der Reizleitung kommt als 3,7–6,1 mm. pro Sek. heraus. Wie PRINGSHEIM (196 P. 225) sagt, ist die Leitungsgeschwindigkeit der *Mimosa* die grösste bei Pflanzen beobachtete. Nach BOSE (32) beträgt die Geschwindigkeit 4,3–30 mm. pro Sek. Merkwürdigerweise aber erhielt LINSBAUER (148) beim Durchschneiden des Blattstiels eine Geschwindigkeit von bis zu 100 mm. pro Sek., bei Verletzung aber 31,2 mm. pro Sek. und bei Verbrennung (mit einem erhitzten Platindraht) nur 7,47 mm. pro Sek. Die Abweichungen der Angaben der verschiedenen Autoren sind wohl in erster Linie auf die Verschiedenheit in der Erregbarkeit des benutzten Materials und der Temperatur zurückzuführen. Es könnte aber auch ebenso gut eine Beeinflussung seitens der Art und Stärke des Reizes in Betracht kommen.

Es seien hier noch einige Versuche über den Weg der Reizleitung angeführt. Gegen die Annahme der hydromechanischen Leitung betonte BOSE (32), 1) dass sowohl das Blattgelenk als auch die nicht reagierbaren Gewebepartien durch elektrische Reize erregt werden, welche wohl keine merkliche mechanische Gleichgewichtsstörung an der Wasserverteilung verursacht, 2) dass die Leitfähigkeit des Blattstieles durch Elektrotonus vernichtet werden kann, und 3) dass dieselbe ebenso durch lokale Einwirkung von Kälte oder von Giften zeitweise gehemmt wird. Diese ersteren beiden Befunde konnte ich auch bestätigen. Aber meine Resultate bezüglich der lokalen Applikation der Kälte (Kältemischung), chemischer Stoffe (Alkohol, Chloroform, Kupfersulfat etc.) und galvanokaustischer Verbrennung waren nicht immer positiv. Diese Methode, welche bisher vielfach angewendet wurde, scheint mir aber, gleichwie BOSE (32), nicht einwandfrei zu sein, weil die Einwirkung der Mittel in die Tiefe nicht kontrolliert werden kann. Wurde z. B. die Kältemischung auf einen Blattstiel nahe dem Gelenk einwirken gelassen und dann die Fiederblättchen stark (z. B. durch Verbrennung) gereizt, so reagierten

häufig die oberen oder unteren Blätter, während das betreffende Blattgelenk unbeweglich blieb. Zu gleicher Weise verliert auch nach VINES (vgl. BOSE 32 P. 156) nicht immer ein durch Narkose unerregbar gewordenes Blattgelenk seine Leitfähigkeit.

Ich versuchte deswegen ein Einschneiden am Blattstiel. Wurde nämlich ein tiefer Einschnitt in den Blattstiel gelegt und dieser Teil vor Vertrocknen mit feuchter Watte geschützt, so nahm das durch die Operation gesenkte Blatt später die normale Stellung wieder ein. (Fig. 22, b). Wurde nun das distale Ende dieses Blattstiels stark gereizt, so reagierte doch das Hauptgelenk. Die Reizleitung war also nicht vernichtet. Durch nachherige mikroskopische Untersuchung wurde in solchen Fällen konstatiert, dass das Gefässbündel in der Schnittstelle mehr oder weniger zurückblieb. In den Fällen aber, wo die Reizleitung ausblieb, war nur die Epidermis zusammen mit einem Teil des Rindenparenchyms zurückgeblieben. Wenn die Einschneidung beiderseitig so tief ausgeführt wurde, dass eine Kontinuität des Gefässbündels nirgendwo vorhanden war (Fig. 22, a), oder wenn der Blattstiel gänzlich durchschnitten und wieder mittels eines kleinen mit Wasser gefüllten Glasröhren verbunden (Fig. 22, c), so war eine Reizleitung nicht mehr festzustellen.

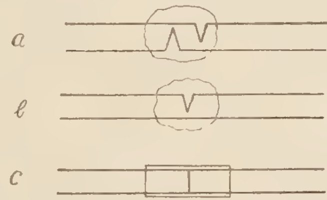


Fig. 22. Operationsmethode im Blattstiel von *Mimosa*. Erklärung im Text.

Diese Versuchsreihen zeigen also, dass eine Kontinuität des Rindenparenchyms und der Epidermis für Reizleitung nicht in Betracht kommt, wohl aber diejenige des Gefässbündels. Aber das weist nicht auf die Notwendigkeit einer mechanischen Störung der Wasserverteilung im Gefässbündel für die Reizleitung hin. Nach HABERLANDT (98) soll ja die Reizleitung am *Biophytum* durch die Plasmaverbindung im Gefässbündel vermittelt werden. Deswegen darf die Möglichkeit der plasmatischen Reizleitung an der *Mimosa* wenigstens nicht gänzlich verworfen werden.

3. RICHTUNG DER ERREGUNGSLEITUNG

Jeder Nerv leitet die Erregung nach beiden Richtungen oder doppelsinnig (139 P. 570). Auch leitet bekanntlich der Stengel und Blattstiel der *Mimosa* eine Erregung sowohl basipetal als auch akropetal. Die geotropische und heliotropische Erregung der *Avena*-Koleoptilen (95, 96), die Wundreizerregung der *Vallisneria*, *Elodea* u. a. (134) werden gleichfalls doppelsinnig geleitet. Das ist auch an den Ranken

und Narben gewöhnlich der Fall. Weil es bei den pflanzlichen Zellgebilden um Erregungleitung von Zelle zu Zelle handelt, wird es vielleicht richtig sein, von einer allseitigen Leitung zu sprechen. Nach CZAPEK (50) geht die geotropische Erregungstransmission allseitig von Zelle zu Zelle, und nach FITTING (73, 74) wird die phototropische Erregung in Koleoptilen von *Avena* nach der Längs- und Querrichtung geleitet. Die Leitung aber braucht nicht gleich leicht nach jeder Richtung zu sein. So geht die heliotropische Erregung hauptsächlich basalwärts und die geotropische aufwärts. Nach BOSE (32 P. 151) wird die Erregung im Blattstiel von *Biophytum* besser centrifugal als centripetal geleitet. Die Leitung in Cucurbitaceen-Ranken scheint nach meinen Versuchsresultaten ebenso besser spitzenwärts zu gehen.

Wird ein primärer Blattstiel der *Mimosa* elektrisch gereizt, so entsteht die Reaktion fast stets nur in dem Primärgelenk, während sekunkäre und teritiäre Gelenke reaktionslos bleiben. Wird nun bei *Mimosa* ein Paar der entgegengesetzten Fiederblättchen gereizt, so pflegt die Erregung auch im sekunkären Blattstiel hauptsächlich basalwärts fortzuschreiten. Lässt man aber einen elektrischen Strom längsweise eine Strecke des sekundären Blattstiels durchströmen, indem man den Strom von einem Blättchen zu einem anderen derselben oder entgegengesetzten Seite fliessen lässt, oder die Elektroden direkt an den Blattstiel selbst angelegt werden, so ergeben sich verschiedene Resultate, je nachdem der Strom spitzenwärts oder basalwärts strömt. Ist der Strom basalwärts gerichtet, so geht die Reizleitung in der Regel auch basalwarts; falls spitzenwarts, so geht die Reizleitung beinahe gleichmässig sowohl basalwärts als auch spitzenwärts. Die Ursache für diese Abweichung wird wahrscheinlich in erster Linie in einer elektrotonischen Veränderung zu suchen sein (vgl. Kapitel X).

IX. VERÄNDERUNGEN DER ERREGBARKEIT

Die Erregbarkeit wird bekanntlich von verschiedenen äusseren und inneren Bedingungen beeinflusst und ist von schwankender Natur. Sie kann mit dem reziproken Wert der Reizschwelle gemessen werden.

I. VERÄNDERUNG DER ERREGBARKEIT DURCH VORANGEHENDE REIZUNG

a. Reizschwelle

Mit Bezug auf die elektrische Reizung des strömenden Protoplasmas von *Nitella* schrieb HÖRMANN (123 P. 60), dass die Stromstärke des ersten, meistens auch noch des zweiten und dritten Stillstandsreizes (konstanter Strom) in der Regel bedeutend höher ist, als bei den folgenden Reizen, m. a. W. die Erregbarkeit anfangs rasch zunimmt, und dann während einer grösseren Anzahl von Reizauslösungen nahezu konstant und maximal bleibt, um schliesslich wieder zu sinken (Stadium der Ermüdung). Dieselbe Tatsache konnte ich auch leicht an der *Chara*-Zelle bei Reizung mit Einzelinduktionsschlag konstatieren. Wurde nämlich zuerst der Schwellenrollenabstand für eine Stillstandsreaktion an einer Zelle bestimmt und dann die Zelle wieder nach vollständiger Erholung bei etwas grösserem Rollenabstand gereizt, so konnte noch deutlich eine Stillstandsreaktion stattfinden, insofern die Differenz der Rollenabstände 0,5 cm. und selten 1 cm. betrug. Oder es wurde der Schwellenrollenabstand für Stillstandsreaktion wiederholt nach je 10 Min. langen Pausen, bestimmt, welche Pausen meist genügten, um das Plasma sich ganz erholen zu lassen. Zur Bestimmung wurde jedesmal vom Rollenabstand 10 cm. angefangen und, wenn dabei keine Reaktion oder nur eine Verzögerung eintrat, wurde der Rollenabstand um 0,5 cm. verkleinert u. s. w., bis schliesslich die Stillstandsreaktion eintrat. Beispiel:

Material	Schwellenrollenabstand für Stillstandsreaktion													
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
1.	6,5	7,0	7,5	7,5	8,0	8,0	7,5	7,5	7,5	7,0	7,0	7,0	6,5	6,5
2.	7,0	7,5	7,5	8,0	8,0	7,5	7,5	7,0	7,0	6,5	6,0			
3.	7,0	7,5	7,5	8,0	8,0	7,0	6,5	5,5						

Wie diese Tabelle zeigt, nimmt die Schwellenerregbarkeit des *Chara*-Plasmas zuerst zu und dann wieder ab. Dieselbe Erscheinung beobachtete ich auch bei Anwendung eines konstanten Stroms. Erwähnt sei hier, dass der zeitliche Verlauf jeder Reaktion, besonders die Dauer des Restitutionsstadiums nach und nach verlängert wird, sodass die Erholung von der Reaktion später in 10 Min. keine völlige ist. (vgl. den nächsten Abschnitt).

Auch an der *Mazus*-Narbe war solche Erregbarkeitsschwankung zu konstatieren. Es wurde bei meinen Versuchen ein Öffnungsschlag vom Oberlappen zum Unterlappen durchgeleitet und betrug die Pause nach jeder Reaktion 45 Minuten. Beispiel:

Meterial	Schwellenrollenabstand für Reaktion									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		IX
1.	6,5	7,0	6,5	6,0	6,0	6,0	5,5	5,5	—hier Pause— 17 Stunden	6,5
2.	6,0	6,5	6,0	5,5	5,5	5,5	5,0	5,0		6,5
3.	6,0	6,5	6,0	6,0	6,0	5,5	5,5	5,0		6,5
4.	6,5	7,5	6,5	5,5	5,5	5,5	5,0	5,0		6,5

Zimmertemperatur 19–20°C.

Die Erregbarkeit nimmt also zuerst etwas zu und dann allmählich ab. Diese Herabsetzung der Erregbarkeit mag als Ermüdung des Materials betrachtet werden, da die Erregbarkeit am nächsten Tage (nach 17 Stunden) völlig wiederhergestellt war.

Bose (32) sagte, dass die Erregbarkeit von *Mimosa* in subtonischem Zustand durch Reizwirkung selbst treppenartig zunimmt, und ferner, dass auch die Leitfähigkeit im Blattstiel durch vorangehende Reizungen vergrössert wird. In meinen Versuchen wurde ein Primärgelenk der *Mimosa* intrapolar durch einen Öffnungsschlag gereizt, welcher vom Stengel nach dem Blattstiel gerichtet war. Die Pause nach jeder Reaktion war ca. 20 Min. Das gesenkte Blatt erhob sich in dieser Pause anfänglich ganz bis zur ursprünglichen Stellung oder sogar noch mehr, aber später nur unvollkommen. Beispiel:

Material	Schwellenrollenabstand für Reaktion											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		XI
1.	2,5	4,0	4,5	4,0	3,0	4,0	1,0	–	–	2,5	—hier 4 stundige Pause—	2,0
2.	2,5	4,5	4,0	4,0	4,0	2,5	3,5*	3,5*	1,5	2,5*		2,5
3.	3,0	5,0	4,5	4,0	4,5	3,5	3,0	–	1,0	2,5*		3,5
4.	3,5	4,0	4,5	4,0	4,0	3,5	3,0	2,0	3,0	–		3,5

* =sehr schwache Reaktion, - = reaktionslos beim Rollenabstand 0 cm.
Zimmertemperatur 25°C.

Im späteren Stadium verhält sich die Erregbarkeit, wie gesehen, etwas unregelmässig. Doch im ganzen sind die Schwankungen der Erregbarkeit ähnlich denen bei der *Chara* oder dem *Mazus*.

Wir sehen also bei den 3 untersuchten Pflanzenarten zuerst eine Erhöhung, alsdann eine Herabsetzung der Erregbarkeit eintreten, welche letztere nach längerer Pause verschwindet, daher offenbar als ein Ausdruck der Ermüdung aufzufassen ist.

b. Rhythmische Reizung

Es wurde dann das Material rhythmisch mit überschwelligen Öffnungsschlägen in bestimmten Intervallen gereizt und der zeitliche Verlauf jeder Reaktion genau verfolgt.

(i) *Chara*

Beispiel I. Rollenabstand 7 cm. Reizintervall 15 Min.

Zeit für 0,1 mm.-Bewegung (gegeben mit der Anzahl der Metronomschäge von je 0,3 Sek.)

Nummer der Reizung	Reaktion	vor der Reizung	nach 1′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′	9′	10′
I.	schwache Verzögerung	8	14	20	13	11	10	9	9	8	8	—
II.	starke Verzögerung	8	25	18	14	12	11	10	9	8	8	—
III.	schwache Verzögerung	8	18	20	14	13	11	10	9	8	8	—
IV.	schwache Verzögerung	8	16	14	14	13	13	12	11	11	10	10
V.	schwache Verzögerung	8	16	18	16	15	15	15	14	14	13	12
	(ca. 1 Stunde Pause)											
VI.	starke Verzögerung	9	20	24	20	20	20	18	16	15	14	13

Nummer der Reizung	11′	12′	13′	14′	15′	16′	17′	18′	19′	20′
I.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV.	9	9	8	8	—	—	—	—	—	—
V.	12	12	11	10	10	10	9	9	8	8
VI.	12	12	10	10	9	9	—	—	—	—

Beispiel II. Rollenabstand 6 cm. Reizintervall 15 Min.

Zeit für 0,1 mm.-Bewegung (gegeben mit der Anzahl der Metronomschläge von je 0,3 Sek.)

Nummer der Reizung	Reaktion	vor der Reizung	nach 1′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′
I.	zuerst Verzögerung, dann kurzer vorübergehender Stillstand	9	25	18	15	14	13	10	9	8
II.	sofort Stillstand dann Verzögerung	8	34	25	13	12	10	9	8	8
III.	„	8	24	16	13	11	10	9	8	8
IV.	starke Verzögerung	8	20	15	13	12	12	11	10	10
V.	„	8	12	20	14	13	13	12	12	10
VI.	„	9	15	18	14	14	14	13	12	11
	(1 Stunde Pause)									
VII.	zuerst Verzögerung, dann kurzer vorübergehender Stillstand	10	35	25	18	15	14	12	12	10
	(2 Stunden Pause)									
VIII.	„	9	30	15	12	12	11	10	9	9

Nummer der Reizung	9′	10′	11′	12′	13′	14′	15′
I.	—	—	—	—	—	—	—
II.	—	—	—	—	—	—	—
III.	—	—	—	—	—	—	—
IV.	9	9	8	8	—	—	—
V.	10	9	9	9	9	9	9
VI.	10	10	10	9	9	9	9
VII.	—	—	—	—	—	—	—
VIII.	—	—	—	—	—	—	—

Beispiel III. Rollenabstand 5 cm., Reizintervall 15 Min.

Nummer der Reizung	Reaktion	Zeit für 0,1 mm.-Bewegung (gegeben mit der Anzahl der Metronomschläge von je 0,3 Sek.) vor der Reizung	nach 1′	2′	3′	4′	5′	6′	7′	8′	9′	10′	11′	12′	13′	14′	15′
I.	sofort Stillst. dann Verzög.	8	60	40	30	24	19	14	12	12	10	9	8	8	—	—	—
II.	„	8	120	120	80	40	20	18	12	10	10	9	8	8	—	—	—
III.	„	8	80	40	30	20	18	14	13	11	10	9	9	8	8	—	—
IV.	„	8	120	120	100	50	30	20	18	18	18	16	14	12	12	11	10
V.	zuerst Verzög. dann kurz. vorüberg. Stillst.	10	120	120	100	100	80	80	60	60	50	50	40	35	30	20	20
	(ca. 1 Stunde Pause)																
VI.	sofort dauern. Stillstand	40	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S

S: stillstehen bleibend.

Wie aus diesen Beispielen ersichtlich, ist die Reaktion des *Chara*-Plasmas bei rhythmischer elektrischer Reizung der der Muskelen sehr ähnlich. 1) Die Stärke der Reaktion wird zuerst grösser und dann allmählich kleiner. 2) Der zeitliche Verlauf der Reaktion verlängert sich später immer, anfangs aber nicht. 3) Das Latenzstadium verändert sich in demselben Masse wie der Reaktionsverlauf, obwohl es nicht in den obigen Tabellen angezeigt ist. 4) Nach genügend langer Pause erholt sich die Zelle gänzlich, insofern der Reiz nicht zu frequent und nicht zu stark war (vgl. 83, 202, 204, 229, 248).

(ii) *Mazus*-Narbe

Ähnliche Versuche wurde auch bei der *Mazus*-Narbe ausgeführt. Es war eine feine Bestimmung des Reaktionsverlaufes schwer durchzuführen, sodass die Versuchsresultate wenig regelmässig ausfielen. Einige Versuchsbeispiele seien hier angeführt. Der Winkel zwischen den beiden Lappen wird als 10, wenn vollständig geöffnet, und als 0, wenn vollständig geschlossen, angegeben.

Beispiel: Induktionsschlag vom Oberlappen zum Unterlappen, Rollenabstand 5,5 cm., Reizintervall 1 Stunde, Zimmertemperatur 18°C

Nummer der Reizung	Reaktion: Stellung d. Lappen gegeneinander	Latenzstadium	Stadium der Schliessung	Dauer des geschlossenseins	Stadium der Öffnung	ganze Dauer der Reaktion	Stellung d. Lappen gegeneinander nach 1 Stunde
I.	0	8″	20″	15′	20′	35′28″	10
II.	0	3″	7″	17′	15′	32′10″	10
III.	1	3″	12″	11′	20′	31′15″	10
IV.	4	3″	24″	11′	15′	26′27″	10
V.	2	7″	25″	11′	15′	26′32″	10
VI.	1	4″	60″	13′	17′	31′04″	10
VII.	1	3″	20″	15′	55′	70′23″	8
	(ca. 17 Stunden Pause, bis zum nächsten Morgen)						
VIII.	0	3″	12″	16′	15′	31′15″	10
I.	0	5″	25″	20′	20′	40′30″	10
II.	0	5″	15″	18′	25′	43′20″	10
III.	0	3″	27″	20′	25′	45′30″	10
IV.	1	3″	27″	15′	28′	43′30″	10
V.	1	5″	30″	15′	35′	50′35″	10
VI.	0	5″	15″	20′	>40′	>60′20″	6
VII.	0	5″	17″	20′	100′	120′20″	4
	(ca. 17 Stunden Pause)						
VIII.	0	3″	12″	20′	20′	40′15″	10

> = grösser als.

Man sieht also wenigstens, dass die Reaktionsdauer sich später deutlich verlangsamt, nach längerer Pause aber gänzliche Erholung eintritt. Es ist merkwürdig, dass nach einigen Reizungen submaximale Reaktion eintritt, die dann wieder etwas oder ganz verbessert wird.

(iii) *Mimosa*

Bei der *Mimosa* wurden die Stellengen des Blattstiels jedesmal nach Reizung mit einem Öffnungsschlag in Winkeln gemessen. Beispiel:

	Blattstellung beim Material A			Blattstellung beim material B		
Nummer d. Reizung	vor der Reizung	nach der Reizung	Differenz	vor der Reizung	nach der Reizung	Differenz
I.	90	30	60	110	60	50
II.	110	60	50	120	80	40
III.	120	70	50	120	80	40
IV.	100	70	30	110	80	30
V.	100	80	20	110	80	30
VI.	100	80	20	110	90	20
VII.	100	80	20	100	90	10
	(ca. 1 Stunde Pause)					
VIII.	80	40	40	90	50	40

Nummer d. Reizung	Blattstellung beim Material C vor der Reizung	nach der Reizung	Differenz	Blattstellung beim Material D vor der Reizung	nach d. Reizung	Differenz
I.	100	70	30	90	60	30
II.	120	100	20	100	80	20
III.	120	100	20	100	80	20
IV.	120	100	20	100	80	20
V.	110	100	10	100	80	20
VI.	100	90	10	100	80	20
VII.	110	100	10	90	80	10
(ca. 1 Stunde Pause)						
VIII.	100	70	30	80	50	30

Nummer d. Reizung	Blattstellung beim Material E vor der Reizung	nach der Reizung	Differenz	Blattstellung beim Material F vor der Reizung	nach d. Reizung	Differenz
I.	140	80	60	100	70	30
II.	150	110	40	120	90	30
III.	150	110	40	120	90	30
IV.	140	110	30	110	80	30
V.	140	110	30	100	80	20
VI.	140	100	40	100	80	20
VII.	140	110	30	100	80	20
(ca. 1 Stunde Pause)						
VIII.	140	90	50	90	70	30

Intrapolare Reizmethode, Rollenabstand 0 cm., Reizintervall 20 Min., Zimmertemperatur 23–24°C.

Die Bewegungsamplitude wurde also durch rhythmische Reizung allmählich verkleinert; auch war eine Verlängerung des Latenzstadiums und des ganzen Reaktionsverlaufes zu beobachten, leider aber versäumte ich es genaue Messungen darüber auszuführen.

Aus diesen Versuchsresultaten geht zweifellos hervor, dass auch an Pflanzen Ermüdungserscheinungen durch rhythmische Reizung wie beim Muskel, bemerkbar werden. In der Literatur befinden sich einige diesbezügliche Angaben. LUTZ (157) beobachtete nämlich an der *Mimulus*-Narbe bei Reizwiederholung eine Verlangsamung des zeitlichen Reaktionslaufes und das Submaximalwerden der Reaktion. An der *Mimosa* wurden von BOSE (32), PRINGSHEIM (196), MASAI (162) u. A. unvollkomme Erholung der Reaktion, submaximale Reaktionen, sowie Verlängerung der Latenzzeit und Reaktionsdauer bei wiederholter Reizung festgestellt.

An der *Chara-Zelle* sieht man deutlich, dass bei rhythmischer Reizung zunächst die Reaktion verstärkt wird, d. h. es tritt eine der

„Muskeltreppe" ähnliche Erscheinung auf. Bezüglich des Treppenphänomens behauptete FRÖHLICH (78, 79), dass es sich dabei nur um eine scheinbare Erregbarkeitssteigerung handele (vgl. 139 P. 482; 141), welche durch Verlängerung der Prozesse bei jedem einzelnen Elemente wegen der Ermüdung stattfindet. Nach ihm ist die Reizschwelle beim Muskel im Treppenstadium tatsächlich erhöht. Dagegen wird dieselbe bei der *Chara* tiefer, wie oben erwähnt, so dass hier eine wirkliche Erregbarkeitssteigerung in jenem Stadium angenommen werden muss.

2. ERREGBARKEITSERNIEDRIGUNG WÄHREND DER REIZUNG UND UNTERSCHIEDSEMPFINDLICHKEIT

Es wurden ein Primärgelenk der *Mimosa* mit einem faradischen Strom (vermittels eines WAGNER'schen Hammers) intrapolar gereizt, und zwar zuerst mit dem Schwellenwert. Das so gesenkte Blatt erhob sich allmählich noch während der Reizung und erreichte schliesslich die normale Stellung wieder; dann wurde die Stromstärke ohne die Reizung zu unterbrechen, allmählich und gleichmässig verstärkt, bis eine nochmalige Blattsenkung stattfand. Nach Erholung dieser Senkung wurde wieder dasselbe Verfahren wiederholt, bis die dritte Senkungsreaktion eintrat und so weiter. Die Veränderung der Stärke des Reizstromes geschah dabei durch Variierung der Stärke des primären Stromquelle (4 Volt) und der Rollenabstand blieb unverändert. Es wurde dazu ein einfaches Rheochord als Nebenschluss in den primären Stromkreis eingeschalte. In dieser Versuchsanordnung ist die Reiz-Stromstärke annähernd proportional der Entfernung des Schleifkontaktes vom Nullpunkt des Rheochords (vgl. 230 P. 30). Die Versuchsresultate:

	Entfernung des Schleifkontaktes bei Eintritt der Reaktion					
Material	I	II	III	IV	V	VI
1.	5	8	10	13,8	22,9	85
2.	5	7	10	12	14,5	> 100
3.	5	7	[illegible],3	10,8	> 100	
4.	5	7,5	11	14,2	> 100	
5.	8	12,4	17	> 100		
6.	10	13	47			
7.	5	7				
8.	12	22				
9.	5	7				
10.	10	13,6				

Zeitfrist zwischen je zwei Reaktionen 20–30 Min. > 100 = reaktionslos bis 100 cm.-Entfernung (d. h. ganze Länge des Rheochords), Zimmertemperatur 27–28°C.

Eine zweite Versuchsreihe wurde mit dem Gleichstrom ausgeführt. Es wurde dazu der Akkumulatorenstrom der Centrale benutzt und die Spannung wurde mittels eines eingeschaltenen starken Rheostates reguliert. Die Stromstärke selbst wurde nicht direkt gemessen, aber mit der entsprechenden Spannung relativ ausgedrückt. Im übrigen wurde es ganz wie bei der obigen Versuchsreihe verfahren. Resultate:

		Die zum Reaktionseintritt nötige Spannung (Volt) bei der Reaktion				
Material	Stromrichtung	I	II	III	IV	V
1.	basalwärts	4	7	10	12	>55
2.	spitzenwärts	4	7	10	14	>55
3.	„	5	9	20	>55	
4.	basalwärts	8	15	21	>55	
5.	„	10		20	>55	
6.	spitzenwärts	10	14	>55		
7.	„	9	19	>55		
8.	basalwärts	6	12	>55		

Zeitfrist zwischen je zwei Reaktionen 15 Min., Zimmertemperatur 26–27°C.

Aus diesen beiden Versuchsreihen ist ersichtlich, dass die Erregbarkeit deutlich während der Reizung sinkt. Den Grad dieser Erniedrigung kann man ungefähr mit der Zunahme des verwendeten Schwellenwerts messen. Aber es ist fraglich, hier von einer Unterschiedsschwelle und weiter von der gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes zu sprechen, wie BRUNN (38) es tut.

Der Tatsache, danach die allseits reagierenden Ranken, wenn sie an beiden Seiten gereizt werden, sich nach der stärker gereizten Seite hin zu biegen pflegen, bediente sich FITTING (69) bei seinen Untersuchungen über die Unterschiedsempfindlichkeit bei mechanischer Reizung, ohne aber dass es ihm dabei gelungen wäre, einen exakten Nachweis für das WEBER'sche Gesetz zu erbringen. Nach CORRENS (49) hat das WEBER'sche Gesetz ebenso keine oder nur annähernde Gültigkeit bei Wärmereizung der Ranken.

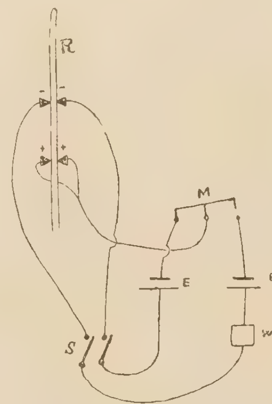


Fig. 23. Schema der Versuchsanordnung zu abwechselnder Reizung der beiden Seiten einer Ranke. R. Ranke, E. Elemente, W. Widerstand, S. Doppelvorreiberschlüssel M, Unterbrecher eines Metronoms.

Ich reizte die beiden Flanken einer *Cissus*-Ranke abwechselnd mit konstantem Strom mittels eines Metronoms, welches 30 mal pro 1 Minute unterbrochen wurde (Fig. 23). Die Stärke des Reizstromes war dabei verschieden je nach der gereizten Flanke.

In solcher Versuchsanordnung wird schon nach einigen Minuten eine Krümmung an der Kathode nach der stärker gereizten Seite bemerkbar, wenn der Unterschied zwischen den beiden Reizströmen gross genug war.

Versuchsresultate:

Material	R_1: R_2 (Spannung in Volt) wo die Reaktion negativ	positiv	Reaktion wird bemerkbar, wenn R_2 / R_1
1.	1:1, 1:2	1:3	2,0–3,0
2.	1:2	1:3	2,0–3,0
3.	1:2	1:3	2,0–3,0
4.	2:3, 2:4	2:5, 2:6, 2:7, 2:8	2,0–2,5
5.	2:3, 2:4	2:5	2,0–2,5
6.	2:3	2:4, 2:5	1,5–2,0
7.	3:5, 3:6	3:7, 3:8	2,0–2,3
8.	3:5, 3:6	3:7	2,0–2,3
9.	3:4	3:5	1,3–1,7
10.	4:5, 4:6	4:7, 4:8	1,5–1,8
11.	4:5	4:6, 4:7	1.3–1,5
12.	4:5	4:6, 4:7	1,3–1,5

Intrapolare Strecke 1 cm., Pause nach jedem Versuche 15 Min. oder länger, Zimmertemperatur 24–25°C.

Die Graduierung der Stromstärke war bei diesen Versuchen sehr grob, sodass die Resultate nicht ganz übereinstimmen. Es lässt sich also schwer entscheiden, ob das WEBER'sche Gesetz hier giltig ist oder nicht (vgl. 48, 50, 71, 167, 168, 184, 186, 187, 220, 221, 258).

3. BEEINFLUSSUNG DURCH NARKOTIKA

Die Erregbarkeit der lebendigen Substanz pflegt, wie allgemein bekannt, durch Narkose herabgesetzt zu werden. So werden die Stillstandsreaktion des strömenden Plasmas, Krümmungsbewegung der Ranken, Lappenschliessung der Narbe und Senkung des *Mimosa*-Blattes durch elektrische Reizung ganz ausnahmslos durch mässige Äthereinwirkung gehemmt. Eine plötzliche Einwirkung der Narkotika kann aber auch ein Reiz für Bewegungsorgane der Pflanzen sein, wie es z. B. LUTZ (157) bei der *Mimulus*-Narbe beobachtete. Es war auch immer der Fall bei der *Mimosa*, wenn ich plötzlich ein Stück Chloroformwatte in deren Nähe brachte. Andererseits wirken die Narkotika bei zu grosser Dosis schädigend, wie ich es mit Äther oder Chloroform an *Mazus*-Narbe und *Mimosa*-Blatt konstatieren konnte (vgl. 157, 196, 33). Als Narkotikum für Pflanzen war Äther bequemer anzuwenden, als Chloroform, weil das letztere meist zu stark einwirkte.

Eine Anzahl Staubblätterhaare von *Tradescantia* wurden 5, 10, 20, 40, 60 oder 120 Minuten lang in einer mit Äther gesättigten Kammer stehen gelassen und jedes Haar wurde dann mikroskopisch beobachtet. Die Resultate sind die folgenden:

Zeit in Äther	Protoplasmaströmung	Erholung
5 Min.	fast normal	+
10–20	langsam bewegt	+
40–60	sehr langsam bewegt Plasmakörner zerstreut	+
120	stillstehend	—

Dann wurde die Reizschwelle mit einem Öffnungsschlag bestimmt. Die Resultate können wie folgend zusammengefasst werden.

Dauer der Ätherbehandlung in Min.	Schwellenrollenabstand für Stillstandsreaktion	Erholung
0	5–4 cm.	+
5	2,5–1	—
10–20	2–1	—

Also wirkt Äther auf das *Tradescantia*-Plasma nicht nur durch Herabsetzung der Erregbarkeit, sondern vielmehr schädigend. Es ist zu bemerken, dass das narkosierte Material schon durch elektrische Reizung im Rollenabstand 2–2,5 cm. geschädigt wird, während das bei dem normalen meist erst beim 0–1 cm.-Rollenabstand der Fall ist.

Die Resultate der Versuche mit Äthereinwirkung an der *Mazus*-Narbe seien hier kurz tabellarisch angegeben. Die Reizschwelle wurde teils direkt nach Ätherbehandelung und teils erst nach 10 Min. langem Verweilen an reiner Luft bestimmt.

Nummer des Materials	Dauer d. Ätherbehandlung	Verweilen in Luft nach Ätherbehandl.	Schwellenrollenabstand in cm.	Grad der Reaktion (Lappenschluss) durch Schwellenreiz	Pause ca. 2 Stunden	Schwellenrollenabstand	Grad der Reaktion (Lappen-Schluss) durch Schwellenreiz
1.	60′	0	1	teilweise		5,5	vollständig
2.	60′	0	0	teilweise		5,5	teilweise
3.	70′	0	<0			5,5	teilweise
4.	80′	0	<0			5,0	vollständig
5.	90′	0	<0			5,5	teilweise
6.	60′	10′	3	teilweise		6,0	teilweise
7.	70′	10′	3	teilweise		5,5	vollständig
8.	80′	10′	2	teilweise		6,0	teilweise
9.	90′	10′	2	teilweise		6,0	teilweise
10.	(normal)		6	vollständig		6,5	vollständig
11.	(normal)		6	vollständig		6,0	vollständig
12.	(normal)		6	vollständig		6,0	vollständig

<0 = reaktionslos bis 0 cm.-Rollenabstand, Zimmertemperatur 17° C.

Die Erregbarkeit der *Mazus*-Narbe wird also durch Äther bedeutend herabgesetzt. Von dieser herabgesetzten Erregbarkeit erholt sie sich aber schon teilweise nach 10 Min. langem Verweilen an der Luft. Erwähnt sei noch, dass die durch Reizung geschlossene Narbe sich während des Verweilens in Äther wieder öffnen kann.

4. BEEINFLUSSUNG DURCH WASSERGEHALT

Die Reizbewegungen der Pflanzen, die durch Turgorveränderung im Gewebe bedingt werden, sind nicht wenig abhängig von dem Wassergehalt des Gewebes. Die stark turgescierten Gewebe sind wenig reagierbar, was wir ohne weiters in der Natur allgemein beobachten. Experimentell konstatierte BOSE (32 P. 87), dass die Reagierbarkeit des *Mimosa*-Gelenkes teilweise oder gänzlich durch Wasserabsorption vernichtet werden kann, und dass diese herabgesetzte Reizbarkeit durch Anwendung von Glycerin wieder hergestellt werden kann. Meine Nachprüfung darüber ergab dasselbe Resultat. An einem Regentag behandelte ich nämlich einige *Mimosa*-Gelenke teils mit Wasser und teils mit Glycerin und bestimmte darauf die Reizschwelle. Beispiel:

		Schwellenrollenabstand			
Material	Behandelungsmittel	vor Behandelung	nach ca. 30 Min.	nach ca. 1 Stunde	nach ca. 2 Stunden
1.	Wasser	3,5	4,0	2,5	1,5
2.	Wasser	3,5	4,0	2,0	2,5
3.	Glycerin	3,5	3,5	4,0	4,5
4.	Glycerin	4,0	4,5	4,0	5,0

Intrapolare Reizmethode, Zimmertemperatur 23° C.

Die Erregbarkeit wird also durch Hinzutreten von Wasser erniedrigt, dagegen durch Wasserentziehung mittels Glycerin erhöht. Eine zu starke Wasserentziehung wirkt aber ebenfalls erregbarkeitsvermindernd.

X. POLARE WIRKUNGEN

1. GASETZ DER POLAREN ERREGUNG

Wie oben an manchen Stellen erwähent, entsteht die Erregung bei der elektrischen Reizung primär an der Eintritt- resp. Austrittstelle des Stromes, also an der Anode bezw. Kathode, und von hier aus wird sie über das ganze Objekt ausgebreitet. An Nerven und Muskeln ist eine bestimmte Gesetzmässigkeit für diese polare Erregung festgestellt worden, nämlich, dass sie bei Schliessung des Stromes zuerst an der Kathode und bei Öffnung an der Anode erregt werden: das Gesetz der polaren Erregung. Es ist weiter ein gesetzmässiges

Verhältnis zwischen der Stromstärke und der Reaktion des Muskels bei galvanischer Reizung der motorischen Nerven gefunden, das in inniger Beziehung zu dem eben genannten Gesetz steht: das PFLÜGER'sche Zuckungsgestz (vgl. 22 P. 556). Diese Gesetzmässigkeiten bestätigten sich ausser an verschiedenartigen Nerven (22, 53, 140, 94) und Muskeln (22, 24, 61, 105, 113, 17, 23, 149) auch an einigen nonfibrillären unizellularen Tieren (217, 7), pflanzlichen Objekten (31, 32, 123) u. a. (21, 246, 203). Die etwas abweichende Zuchungsformel am menschlichen Körper ist in Wirklichkeit keine Abweichung, da die Anodeschliessungserregung und Kathodeöffnungserregung, welche in diesem Fall ausser der Kathodeschliessungs- und Anodeöffnungserregung eintreten, an den sekundären Elektrodenstellen oder an der sogen. virtuellen Kathode resp. Anode entstehen (vgl. 1, 22 P. 572, 130 P. 599). Ebenso ist es mit der Zuckungsformel am Darm oder Ureter in Situ (19, 22 P. 216), an ermüdeten, degenerierten oder curaresierten Muskeln (vgl. 1, 22 P. 233; 24, 256).

Andererseits ist die Allgemeingiltigkeit des obengenannten Gesetzes der polaren Erregung von manchen Autoren insbesonbere auf Grund der entgegengesetzten Befunde an verschiedenen Protisten (240–243, 156) angezweifelt worden. VERWORN (244 P. 498) meint, dass die Wirkungsweise bei den verschiedenen Formen der lebendigen Substanz an der Kathode und an der Anode bei der Schliessung und bei der Öffnung sehr verschieden ist, und dass sich demnach kein allgemein gültiges Gesetz der polaren Erregung für lebendige Substanz aufstellen lässt (vgl. auch 150, 217).

An Pflanzen ist dieses Problem bisher nur wenig erforscht worden. HÖRMANN (123) meint, dass die Stillstandsreaktion des rotierenden Plasmas von *Nitella* dem obengenannten polaren Erregungsgesetz folge. Denn bei stärkerem konstantem Strom ist nach ihm diese Stillstandsreaktion bei Schliessung des Stromes allein auf Kathodenseite und bei Öffnung desselben auf die Anodenseite beschränkt. Bei schwachem Strom aber kommt bei der Schliessung und Öffnung des Stromes ein plötzlich eintretender und bald vorübergehender Stillstand der Plasmaströmung in der ganzen Zelle zustande. Diese allgemeine Sistierung suchte er mit der Erregungsleitung zu erklären. Ausnahmsweise beobachtete er aber auch Abweichungen von dieser Regel und zwar in einem Falle kam die Anodeöffnungserregung erst bei einer auffallend hohen Stromstärke zustande und in einem anderen Fall ging die erste Reizwirkung nicht von der Kathode, sondern von der Anode aus.

BOSE (30–32) untersuchte einige Gelenkpflanzen und fand dabei

ausser den Formeln nach den polaren Erregungsgesetz auch zwei andere Erregungstypen. Er unterscheidet, je nach der Stromstärke, vier verschiedene normale Reaktionen und zwar tritt 1) beim schwächsten Strom nur die Kathodeschliessungsreaktion KS, 2) bei mässig starkem Strom die Kathodeschliessungs- und Anodeöffnungsreaktion AÖ, 3) bei stärkerem Strom ausser diesen KS und AÖ noch die Anodeschliessungsreaktion AS und 4) bei noch stärkerem Strom KS, AÖ, AS sowie die Kathodeöffnungsreaktion KÖ ein. BOSE hält diese AS und KÖ für echte, nicht scheinbare Erregungstypen und meint, dass das sogen. polare Erregungsgesetz nicht vollkommen die polaren Wirkungen des elektrischen Stromes ausdrückt und dass jene zwei neuen Typen bei Steigerung der Stromstärke auftreten. Ausser diesen normalen Formeln gibt BOSE ferner zwei andere abnormale Formeln, die unter ungünstigen Bedingungen auftreten, an, und zwar 1) KS und AS und 2) KS, AS und KÖ. Er vermutet, dass diese zwei durch abnorme Herabsetzung der Anodeöffnungserregbarkeit bedingt werden.

a. Versuche am rotierenden Plasma von *Chara*

Die benutzte Versuchsanordnung war im Wesentlichen die HÖRMANN's (123). Da die Erregbarkeit des *Chara*-Plasmas gegen elektrische Reizung sehr hoch und folglich die Stärke des Reizstromes ziemlich gering war, konnte ich die absolute Stromstärke mit meinem Messinstrument nicht genau messen. Die Graduierung der Stromstärke geschah durch Variierung des Widerstandes. Als Index der Reaktion benutzte ich, wie HÖRMANN, die Stillstandsreaktion.

Bei Schliessung eines eben wirksamen konstanten Stromes (Stromstärke kleiner als 0,0017 Milliampère) kommt die Stillstandsreaktion nur an der Kathodenseite der Zelle zustande, während an der Anodenseite keine Reaktion eintrttt, dagegen tritt bei Stromöffnung nirgends eine Reaktion ein. Dies sei als die erste Erregungsformel bezeichnet. Wird der Strom verstärkt (Stromstärke kleiner als 0,0034 Milliampère), so kommt eine Reihe verschiedener Reaktionsweisen zustande.

Erstens tritt die Stillstandsreaktion in der ganzen Zelle bei Stromschliessung, dagegen nicht bei Öffnung ein. Aber diese Stillstandsreakttion tritt zuerst an der Kathodenseite und dann etwas später an der mittleren oder anodischen Zellpartie auf, was offenbar darauf hinweist, dass die Stillstandsreaktion an der Anodenseite durch Erregungsleitung von der Kathodenseite her bedingt ist. Diese Reaktionsweise ist also nichts anderes als die erste Erregungformel. Eine andere Reaktionsweise ist die,

dass bei Schliessung nur eine Kathodeerregung und bei Öffnung nur eine Anodeerregung auftritt. Dies sei als zweite Erregungsformel bezeichnet. Häufig kommen aber auch solche Fälle vor, in denen die Plasmaströmung überall sowohl bei Schliessung als auch bei Öffnung des Stromes stillsteht. Das ist nichts anderes als eine durch stärkere Erregung und Erregungsleitung bedingte Modifikation der ebengenannten zweiten Formel. Die HÖRMANN'sche erste Erregungsformel bei der *Nitella* entspricht diesem Fall.

Verstärkt man weiterhin den Reizstrom (Stromstärke kleiner als 0,0051 Milliampère), so sieht man wieder andere Reaktionsweisen. Bei Stromschluss reagiert die gereizte Zelle gleichartig an beiden Zellenden plötzlich mit Stillstand, während die Plasmaströmung in der mittleren Partie nur verzögert oder später sistiert wird. Bei Stromöffnung tritt die Stillstandsresktion entweder nur an der Anode oder an beiden Seiten auf: die dritte und vierte Erregungsformel. Ein noch stärkerer Strom (stärker als 0,0051 Milliampère) wirkt aber schädigend auf die *Chara*-Zelle, denn aus der durch eine derartig starke Reizung verursachten Stillstandsreaktion vermag sie sich nicht zu erholen.

Ausser den genannten Reaktionsweisen können u. U. auch andere vorkommen. Ich begegnete nämlich manchmal einer Zelle, welche bei Schliessung eines ziemlich starken Stroms nur eine Kathodeschliessungsreaktion, aber keine Öffnungsreaktion zeigte. Dies entspricht dem ersten Ausnahmebeispiel von HÖRMANN, aber diese Reaktion ist doch nichts anderes als die ebenerwähnte erste Erregungsformel. Ich beobachtete aber auch solche Zellen, welche bei Schliessung die Kathode- und Anodeschliessungsreaktion zeigen, während sie bei Öffnung reaktionslos bleiben. Dies sei als die erste Extraformel bezeichnet. Andererseits kamen auch öfters solche Zellen zur Beobachtung, bei welchen bei Stromschliessung nur die Kathodeerregung, bei Stromöffnung aber eine allgemeine Reaktion in der Zelle auftrat, oder es trat diese allgemeine Reaktion bei Schliessung auf, während bei Öffnung nur eine anodische Erregung zu konstatieren war. Diese allgemeine Sistierung ist wohl durch Erregungsleituug von der Anode resp. Kathode her bedingt, und so gehören diese Reaktionsarten zu der obenerwähnten zweiten Erregungsformel. Aber, wenn auch selten, so kam es doch vor, dass bei Öffnung die Anode- und Kathodereaktion gleichzeitig entstand, während bei Schliessung nur die Kathodereaktion auftrat: die zweite Extraformel.

Wir beobachteten also 4 Hauptformeln und 2 Extraformeln an dem Reaktionsmodus des *Chara*-Plasmas:

Nummer der Erregungs-formeln	Schliessungsreaktion an der		Öffnungsreaktion an der		Reaktions-formel
	Kathode	Anode	Kathode	Anode	
I.	+	o	o	o	KS
II.	+	o	o	+	KS, AÖ
III.	+	+	o	+	KS, AS, AÖ
IV.	+	+	+	+	KS, AS, AÖ, KÖ
I. Extra.	+	+	o	o	KS, AS
II. Extra.	+	o	+	+	KS, AÖ, KÖ

Diese 4 Hauptformeln stimmen also mit den BOSE'schen 4 normalen Formeln an Gelenkpflanzen überein und die erste Extraformel entspricht seiner ersten abnormen Formel, während seine zweite abnormale Formel KS-AS-KÖ an der *Chara* nicht festzustellen ist. Die Resultate von HÖRMANN an der *Nitella* entsprechen unserer ersten und zweiten Formel. Es ist also zu vermuten, dass dieser Autor sich nur eines relativ schwachen Stromes bediente.

b. Versuche am zirkulierenden Plasma von *Tradescantia*

Ein Staubblätterhaar von *Tradescantia* wurde zwischen zwei auf dem Objektträger gelegte Fliesspapierstücken, die als die Elektroden dienten, überbrückt. Die Beobachtung wurde hauptsächlich unter Dunkelfeldbeleuchtung gemacht, weil dadurch die Plasmaströmung klarer als sonst beobachtet werden kann. Als Index der Reaktion diente die Stillstandsreaktion. Die Graduirung der Stromstärke wurde durch Veränderung der Zahl der Elemente und Länge des Wasserwiderstandes bewerkstelligt.

Ein dauernder konstanter Strom wirkt leicht schädlich auf das Protoplasma von *Tradescantia*. Es ist also nicht leicht, die Reaktion bei Stromöffnung an diesem Material besonders bei stärkerem Strom zu beobachten. 1) Wenn man nun einen sehr schwachen Strom durchleitet, so sieht man einen lokalisierten Stillstand der Plasmaströmung, welcher merkwürdigerweise auf die Anodenseite der Zelle beschränkt ist, während an der Kathodenseite eine Stillstandsreaktion weder bei der Schliessung noch bei der Öffnung zu sehen ist: die erste Erregungsformel. 2) Bei etwas stärkerem Strom werden die Anodeschliessungs- und Kathodeöffnungsreaktion bemerkbar: die zweite Erregungsformel. 3) Erhöht man die Stromstärke noch weiter, so sieht man jetzt die Anode- und Kathodeschliessungsreaktion gleichzeitig, während die Plasmaströmung in der mittleren Zellpartie nur verzögert oder erst später sistiert wird: die dritte Erregungsformel.

Die Stillstandsreaktion in der ersten und zweiten Erregungsformel ist stets gut erholbar. Aber diejenige der dritten Formel ist höchstens teilweise erholbar; die betreffende Zelle geht meist allmählich zugrunde,

indem die strömende und zitternde Bewegung der Plasmakörner mehr und mehr schwächer werden. Bei noch stärkerem Strom tritt der Stillstand der Plasmakörner gleichzeitig und für immer in der ganzen Zelle ein, oder zuerst an den beiden Zellenden und dann in der ganzen Zelle.

An der *Tradescantia* konnte ich also nur 3 verschiedene Erregungsformeln unterscheiden:

Nummer d. Erregungsformeln	Reaktion bei der Schliessung an der Kathode	Anode	Reaktion bei der Öffnung an der Kathode	Anode	Elektromotorische Kraft in Volt	Länge des Wasserwiderstands in cm.
I.	0	+	0	?	6	40–30
II.	0	+	+	?	6	30–10
III.	+	+	?	?	6	10–0
IV.	⧺	⧺	?	?	10–50	0

⧺ : sofortige Stillstandsreaktion für immer.

Diese erste und zweite Formel verhalten sich also umgekehrt zu wie die entsprechenden Formeln an der *Chara*. Mit einem Haar, als physiologische Einheit betrachtet, ist es aber ganz anders. Beobachtet man nämlich die Reaktion in allen intrapolaren Zellen eines Haares bei Schliessung eines mässig starken Stromes, so sieht man, dass die Schliessungserregung früher und stärker in den der kathodischen Elektrode näher liegenden Zellen auftritt. Ein Harr reagiert daher im Sinne des gewöhnlichen polaren Erregungsgesetzes. Leitet man nun einen schwachen, eben wirksamen Strom durch ein Haar eine Zeit lang, so sieht man, dass die Plasmakörner an der Anodenseite einzelner Zellen zum Zusammenballen neigen, während sie an der Kathodenseite vom Zellende zu entweichen scheinen, d. h. die Plasmakörner neigen dazu bei Dauerwirkung eines konstanten Stromes nach der Anode zu wandern (Fig. 24). Diese Erscheinung ist gänzlich reversibel, falls die Stromdauer nicht zu lang ist. Sie ist um so deutlicher und schneller, je höher die Stromstärke ist, und bei Anwendung eines sehr starken schädlichen Stromes wandert die plötzlich für immer stillstehende Plasmamasse nach der Anode hin. Selbstverständlich ist diese letzte Erscheinung nicht eine physiologische; sie mag wohl eine elektrokinetische Erscheinung sein (vgl. Kapitel XII). Zwischen dieser irreversiblen und jener reversiblen Erscheinung sind allerlei Übergänge zu beobachten, sodass sich keine scharfe Grenze zwischen beiden ziehen lässt. Wahrscheinlich ist also die letztere nichts anderes als das Anfangsstadium der ersteren.

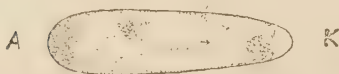


Fig. 24. Eine Haarzelle von *Tradescantia* während der Dauereinwirkung eines konstanten Stromes. A. Anode-Zusammenballung der Plasmakörner, B. Kathode-Entweichen derselben.

c. Versuche am Blatt der *Mimosa*

Die polaren Wirkungen eines konstanten Stromes sind an der *Mimosa* leicht nachweisbar. Leitet man einen Strom durch eine Strecke des Blattstiels, so reagiert das Blattgelenk mit Abfallen des Blattes ("Petiole-pulvinus-specimen" nach BOSE). Mit dieser Versuchsanordnung fand BOSE (32 P. 302), dass die Reaktion bei basalwärts fliessendem, mässig starkem Strom früher eintritt, als bei spitzenwärtigem Strom. Diese Erscheinung fand sich in meinen Versuchen bestätigt. Ich legte dabei je eine Elektrode an einem 1 bez. 3 cm. vom Gelenk entfernten Punkte an. Die Resultate waren die folgenden:

Material	Reaktionszeit bei Stromschliessung: bei spitzenwärts gerichtetem Strom	bei basalwärts gerichtetem Strom	Differenz
1.	2,952 Sek.	1,502 Sek.	1,450 Sek.
2.	2,811	1,235	1,576
3.	4,111	2,527	1,582
4.	2,827	0,908	1,919
5.	4,127	1,705	2,422
6.	4,351	1,546	2,805
7.	5,127	2,070	3,057
8.	5,960	1,278	4,682
9.	6,093	1,401	4,692
10.	7,910	2,642	5,268

Zimmertemperatur 22,5°C.

Diese Differenz der Reaktionszeiten bei Stromschliessung ist leicht verständlich, wenn man eine Schliessungserregung an der Kathode annimmt. Wird der spitzenwärts gerichtete Strom plötzlich nach einer bestimmten Erholungszeit geöffnet, so kann eine neue Reaktion eintreten. Die Reaktionszeit für diese Öffnungsreaktion steht nun nahe derjenigen für Schliessungsreaktion bei einem basalwärts gerichteten Strom, was darauf hindeutet, dass eine Öffnungserregung an der Anode zustande kommt. Zum Beispiel:

Material	Reaktionszeit in Sek.: bei Schliessung des spitzenwärts gerichteten Stromes (SS)	bei Öffnung des spitzenwärts gerichteten Stromes (ÖS)	bei Schliessung des basalwärts gerichteten Stromes (SB)
1.	4,086	1,646	2,024
2.	3,554	1,486	1,549
3.	5,664	3,012	2,100

	Differenz der Reaktionszeiten in Sek.		
	SS—ÖS	SS—SB	ÖS—SB
1.	2,440	2,063	—0,378
2.	2,369	2,005	—0,064
3.	2,652	3,564	+0,912

Stromquelle 30 Volt, Stromstärke ca. 0,025 Milliampère, Zimmertemperatur 23° C.

An einem Nerv-Muskel-Präparat tritt, wenn man die intrapolare Nervenstrecke durch Betupfen mit Ammoniak unerregbar macht (18), nur eine Schliessungserregung bei absteigender dagegen nur eine Öffnungserregung bei der anfsteigenden Durchströmung ein. Ein Analoges gelingt auch am Blattstiel-Gelenk-System der *Mimosa* Es wird nämlich die Reaktion bei Schliessung eines spitzenwärts gerichteten Stromes, leicht durch Einschneidung oder Verbrennung innerhalb intrapolarer Strecken ausgeschlossen, dabei aber wird Öffnungsreaktion bei spitzenwärts gerichtetem Strom, sowie die Schliessungsreaktion bei basalwärts gerichtetem Strom keinesweges beeinflusst, was deutlich zeigt, dass auch an der *Mimosa* die Schliessungserregung an der Kathode und die Öffnungserregung an der Anode entsteht.

Um die polaren Erregungsformeln an der *Mimosa* festzustellen, führte ich zahlreiche Versuche mit verschiedenen Reizmethoden aus. Die Resultate seien hier kurz zusammengestellt. Die I. Formel gilt für schwachen Strom, die II. für etwas stärkeren, die III. für noch stärkeren u.s.w. Die angewendete maximale elektromotorische Kraft betrug 55 Volt.

1. Bei indirekter Reizmethode konnte ich in dem Blattstiel-Gelenk-System 3 verschiedene gewöhnliche Erregungsformeln und eine seltene Formel je nach der Stromstärke unterscheiden.

	Basatwärts gerichteter Strom		Spitzenwärts gerichteter Strom	
Erregungsformeln	Schliessungserregung	Öffnungserregung	Schliessungserregung	Öffnungserregung
I.	+	o	o	o
II.	+	o	o	+
III.	+	o	+	+
Extraformel	+	o	+	o

Die Schliessungserregung des spitzenwärts gerichteten Stromes kann aber durch Herabsetzung der Leitfähigkeit der intrapolaren Strecke (Einschneidung oder Verbrennung) abgeschwächt oder vernichtet werden, deswegen ist sie nichts anderes, als eine Schliessungserregung an der Kathode. Also gibt es hier eigentlich nur zwei Erregungsformeln KS und KS-AÖ, wie das auch beim Nerv-Muskel-Präparat der Fall ist.

2. Bei monopolarer Reizmethode: Die eine Elektrode an dem Blattgelenk und die andere an dem Stengel. Es lassen sich hier 4 gewöhnliche (Fig. 25) und 2 Extraformeln unterscheiden. Mit Verstärkung

des Stromes treten die Reaktionen gewöhnlich in der Reihenfolge KS, AÖ, AS, KÖ nacheinander auf, ausnahmsweise kann aber AS früher als KS (Extraformel I) oder als AÖ (Extraformel II) auftreten. Als ein Beispiel sei hier die für diese einzelnen Reaktionen nötige Stromstärke an ein und demselben Gelenk angeführt:

Stromstärke im Milliampère für			
KS	AÖ	AS	KÖ
0,0085	0,025	0,045	0,15

Zimmertemperatur 20° C., Regentag.

Also:

Nummer d. Erregungsformeln	Kathode am Blattgelenk Schliessungs-erreguug	Kathode am Blattgelenk Öffnungs-erregung	Anode am Blattgelenk Schliessungs-erregung	Anode am Blattgelenk Öffnungs-erregung	Erregungs-formel
I.	+	o	o	o	KS
II.	+	o	o	+	KS, AÖ
III.	+	o	+	+	KS, AS, AÖ
IV.	+	+	+	+	KS, KÖ, AS, AÖ
Extra. I.	o	o	+	o	AS
Extra. II.	+	o	+	o	KS, AS

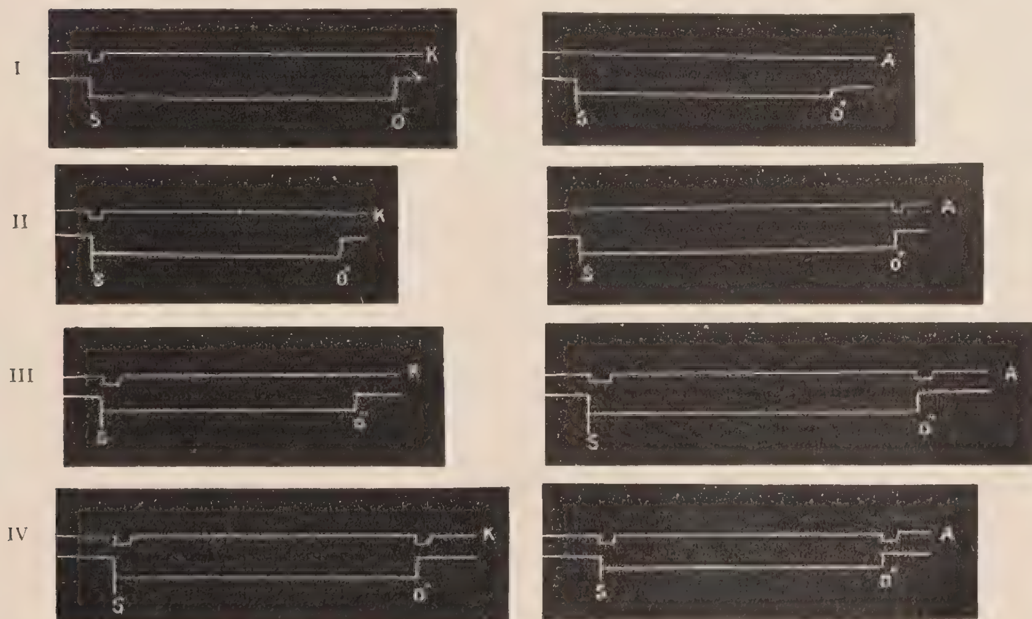


Fig. 25. Graphische Darstellung der 4 polaren Erregungsformeln (I–IV) bei monopolarer Reizung der *Mimosa*. K. Die kathodische Elektrode am Gelenk, A. die anodische Elektrode am Gelenk. S und Ö: Schliessungs- und Öffnungsmoment des konstanten Stromes. Registrierung nach der im Kapital VI Abschnitt 4 beschriebenen Methode; der Signalstrom wird hier gleich unterbrochen, sobald eine Blattsenkung stattfindet, nicht aber die Reaktionsdauer angezeigt.

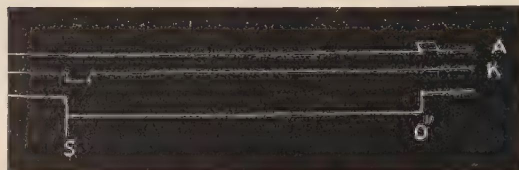
3. Bei bipolarer Methode: jede Elektrode je an einem Blattgelenke Die Erregungsformeln stimmen ganz mit denselben bei monopolarer Reizmethode überein, ausgenommen, dass eine neue Extraformel KS-KÖ-AÖ vorkommt. Diese aber ist nur sehr selten zu konstatieren (Fig 26).

Nummer der Erregungs-formeln	Reaktion des kathodischen Blattgelenkes		Reaktion des anodischen Blattgelenkes		Reaktions-formel
	Bei Schl.	bei Öffn.	bei Schl.	bei Öffn.	
I.	+	o	o	o	KS
II.	+	o	o	+	KS, AÖ
III.	+	o	+	+	KS, AS, AÖ
IV.	+	+	+	+	KS, KÖ, AS, AÖ
Extra. I.	o	o	+	o	AS
Extra. II.	+	o	+	o	KS, AS
Extra. III.	+	+	o	+	KS, KÖ, AÖ

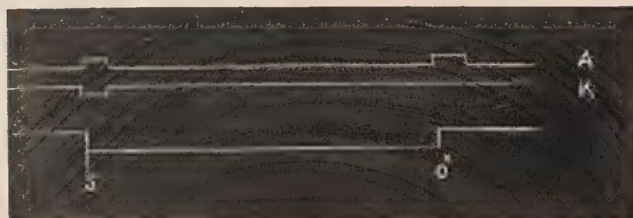
I



II



III



IV

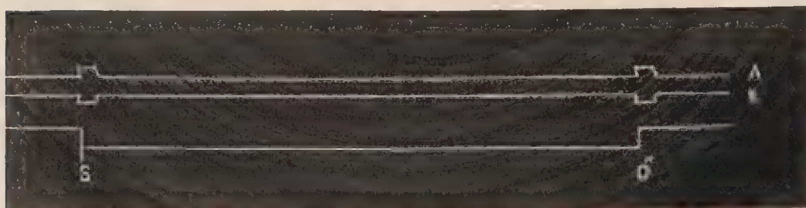


Fig. 26. Graphische Darstellung der 4 polaren Erregungsformeln bei der *Mimosa*. A-Linie: Die Reaktion des anodischen Blattes, K-Linie: dieselbe des kathodischen Blattes. S und Ö wie in Fig. 25.

4. Die eine Elektrode an der unteren Seite eines Gelenkpolsters und

die andere an der oberen Seite desselben. Da die Reaktion eines Gelenkes hauptsächlich durch Erregung der unteren Hälfte des Gelenkes bedingt ist, so kann man bei einer solchen Versuchsmethode leicht den Modus der polaren Erregung bestimmen. Betrachtet man hierbei die untere Elektrode als die sog. differente Elektrode und untersucht man die Reaktion des Gelenkes, indem man jene entweder Kathode oder Anode sein lässt, so stimmen die Erregungsformeln mit denselben der obengenannten mono- oder bipolaren Reizmethode ganz überein, nur konnte ich hier die Extraformel I nicht beobachten.

Bei den letzteren 3 Reizmethoden kann die Reation des Gelenkes entweder durch primäre Erregung des reagierbaren Gelenkteils oder sekundär durch Reizleitung von einer anderen primär erregten Stelle zustande kommen. Da aber das Gelenk selbst eine hohe Erregbarkeit besitzt, wird wahrscheinlich die primäre Erregung eine Hauptrolle dabei spielen. Wenn das so ist, so muss man an Reizwirkungen der sogen. virtuellen oder physiologischen Kathode bezw. Anode (vgl. 22 P. 180) am Gelenk selbst denken, und dann können die Reaktionen AS und KÖ bei stärkerem Strom in Wirklichkeit als KS und AÖ an den virtuellen Elektroden mit ebenso viel Recht angesehen werden, als bei der menschlichen Zuckungsformel, und können also nur als scheinbare Abweichung von dem gewöhnlichen polaren Erregungsgesetz betrachtet werden.

5. Gelenke intrapolar: (i) Wird ein konstanter Strom von einem Blattstiel zu einem anderen geleitet, sodass 2 Gelenke intrapolar liegen, so reagiert bei Schliessung des Stromes zunächst 1) nur das kathodische Blatt. 2) Erst bei stärkeren Strom reagieren beide Blätter, dabei aber meist das kathodische Blatt früher als das anodische, und bei Öffnung des Stromes reagiert nur das anodische Blatt; diese Öffnungsreaktion tritt aber bei etwas stärkerem Strom, als für die Schliessungsreaktion desselben nötig ist, auf:—Also die Reihenfolge KS→AS→AÖ. Nur einmal begegnete ich einem Falle, in dem nur das anodische Blatt bei Schliessung des Stromes reagierte.

(ii) Wird aber ein konstanter Strom von einem Fiederblättchen zu einem anderen der anderen Seite durchgeleitet, so reagiert bei Schliessung 1) zuerst nur das anodische Blättchen, 2) bei stärkerem Strom reagierten zwar beide Blättchen, aber meistens das anodische früher als das kathodische; bei Öffnung reagiert aber nur das kathodische Blättchen und zwar im allgemeinen bei etwas stärkerem strom, als für KS. Also die Reaktionsreihe: AS→KS→KÖ. So sieht man hier eine Umkehr der gewöhnliche Reaktionsweise.

(iii) Werden die Elektroden den mittleren 2 sekundären Blattstielen angelegt und so ein konstanter Strom von einem sekundären Blattstiel zu dem benachbarten durchgeleitet, so reagieren die sekundären Blattgelenke folgenderweise: bei Schliessung reagiert 1) zuerst nur das Gelenk des andischen Blattstiels, 2) weiter bei stärkerem Strom reagieren aber die beiden Gelenke und 3) bei noch stärkerem Strom reagiert bei Öffnung nur das Gelenk des kathodischen Blattstiels: also die Reihenfolge der Reaktion ist AS→KS→KÖ. Bemerkenswert ist hierbei, dass bei dieser Versuchsanordnung die Fiederblättchen des sekundären Blattstiels nach den gewöhnlichen Formeln reagieren. Bei Stromschliessung reagieren nämlich die Blättchen in der Nähe der kathodischen Elektrode, dagegen bei Stromöffnung die Blättchen an der anodischen Elektrode.

(iv) Wird nun ein konstanter Strom von einem Fiederblättchen zu einem anderen Blättchen der gleichen Seite durchgeleitet, so fallen die Resultate komplizienter aus, einerlei ob der Strom im sekundären Blattstiel spitzenwärts oder basalwärts gerichtet war. Bei Stromschliessung reagiert bei sehr schwachem Strom bald nur das anodische Blättchen bald nur das Blättchen der anderen Seite, welches dem kathodischen Blättchen entgegengesetzt steht und hier das antikathodische genannt werden mag, oder diese beiden Blättchen (AS, K'S oder AS-K'S). Bei stärkerem Strom reagieren das anodische und kathodische Blättchen glechzeitig oder dazu noch das antikathodische Blättchen (AS-KS oder AS—KS—K'S) und bei noch stärkerem Strom reagiert auch das antianodische Blättchen. (AS—KS—K'S—A'S). Also ist die Reihenfolge der Reaktionen bei Stromschliessung hier in der Regel: AS→K'S→KS→A'S und ausnahmsweise auch A'S oder KS—K'S.

Die Reaktionsweise der intrapolar liegenden Gelenke ist also, je nachdem diese primäre einerseits oder sekundäre und tertiäre anderseite sind, verschieden. Aber man muss hier, wie oben erwähnt, an die virtuellen Elektroden im Gelenk selbst denken. Im sekundären resp. tertiären Gelenke des anodischen Blattstiels resp. Fiederblättchens sitzt die virtuelle Kathode am Gelenkansatz, und an dem Gelenkansatz des kathodischen Fiederblättchens liegt die virtuelle Anode. Dass bei der Stromschliessung zuerst anodische Blättchen resp. der anodische Blattstiel allein reagiert, ist also im Wirklichkeit nichts anderes als eine Kathodeschliessungserregung. Ebenso ist die Öffnungsreaktion des kathodischen bei stärkerem Strom als eine Anodeöffnungserregung anzusehen. Die Reaktion des antikathodischen oder antianodischen Blättchens kann durch Erregung an der durch Stromschleife entstandenen vir-

tuellen Elektrode des tertiären Gelenks erklärt werden. Also ist die hier beobachtete Umkehr der Erregungsformel nur eine scheinbare.

Die Reaktionsweise in der Versuchsanordnung, wo 2 primäre Gelenke intrapolar liegen, wird ebenso leicht verständlich, wenn man AS als eine Schliessungserregung an der virtuellen Kathode des anodischen Gelenks deutet. Dass die Erregungsformel an diesem primären Gelenk wie gewöhnlich, dagegen diejenige an dem sekundären und tertiären Gelenk umgekehrt ist, kann vermutlich an einer Verschiedenheit der Gelenkstruktur und somit der Stromverteilung im Gelenke liegen.

d. Versuch an der Narbe von *Mazus*

Das Nerv-Muskel-Präparat kann auch hier mit einem Griffel-Narbe-System imitiert werden. Wird an diesem Präparat die eine Elektrode in der Nähe der Narbenbasis und die andere ca. 5 mm. davon entfernt an den Griffel angelegt, so kommt bei schwacher eben wirksamer Stromstärke eine Reaktion der Narbe bei Stromschliessung des spitzenwärtsgerichteten Stromes vor, während der basalwärtsgerichtete Strom bei Stromschliessung sowie Stromöffnung noch unwirksam ist. Bei etwas stärkerem Strom ruft aber auch der basalwärtsgerichtete Strom eine Reaktion hervor und zwar bei Öffnung, jedoch nicht bei Schliessung. Ist der Strom noch stärker, bewirken sowohl der spitzenwärts-, als auch der basalwärtsgerichtete Strom eine Reaktion bei Schliessung. Hierbei konnte ich aber die Reaktion bei Öffnung nicht untersuchen, weil der Lappenschluss sich nur langsam erholt und eine längere Durchströmung ungünstig auf das Präparat einwirkt.

Bei Anwendung eines noch stärkeren Stromes konstatierte ich häufig, dass die Reaktion nur bei Schliessung des basalwärts gerichteten Stroms zustande kam, während der spitzenwärts gerichtete Strom reaktionlos bei Schliessung wie bei Öffnung war. Also:

Nummer der Reaktionsformel	Stromquelle in Volt	Stromstärke in Milliampère	Reaktion des spitzenwärts gerichteten Stromes		Reaktion des basalwärts gerichteten Stromes.	
			bei Schl.	bei Öffn.	bei Schl.	bei Öffn.
I.	10–12	0,0008 – 0,0033	+(KS)	?	0	0
II.	12–30	0,005 – 0,05	+(KS)	?	0	+(AÖ)
III.	30–50	0,025 – 0,1	+(KS)	?	+(AS)	?
IV.	40–50	0,05 – 0,2	0	0	+(AS)	?

Die Reihenfolge der Reaktionen ist also KS→AÖ→AS. Nur bei sehr starkem Strom kommt AS ohne KS (IV. Formel).

Dasselbe Resultat erzielt man auch dann, wenn die eine Elektrode an den Griffel und die andere an den Unterlappen der Narbe gelegt wird; die IV. Formel ist hier aber nicht zu konstatieren.

Die AS-Reaktion der III. Formel ist offenbar nichts anderes als eine Schliessungserregung seitens der virtuellen Kathode an der Narbe. Die IV. Formel aber kommt nur selten bei frischem Material vor, leichter bei Material, dessen Erregbarkeit durch Ermüdung, Narkose oder Alter herabgesetzt ist. Dass die Stromstärke hier während der Stromdauer sich mehr vergrössert, und ferner, dass die intrapolare Strecke ziemlich schnell abzusterben pflegt, weist auf eine schädigende Wirkung des Stromes hin. Wird ein Versuchsmaterial zuerst ca. 1 Stunde lang in einem ätherhaltigen Raum stehen gelassen und dann mit einem starken Strom gereizt, so sieht man in der Regel nur diese AS-Reaktion ohne KS und AÖ. Wird dieses narkosierte Material nach ca. 10 Min. langem Verweilen an der Luft gereizt, so tritt leicht die KS-Reaktion auf. Also wird die betreffende AS-Reaktion nicht durch Narkose beeinflusst, während die KS-Reaktion dadurch vorübergehend vernichtet wird, was uns vermuten lässt, dass die fragliche AS-Reaktion der IV. Formel in Wirklichkeit keine physiologische Erscheinung ist.

e. Versuche an den Ranken von *Cissus* und *Cucurbita*

Die *Cissus*-Ranke reagiert allseits gleich und krümmt sie sich in der Regel nach der Elektrode bei elektrischer Reizung. Die *Cucurbita*-Ranke aber reagiert nicht allseits gleichmässig und pflegt bei elektrischer Reizung nach ihrer haarlosen Seite, ohne Rücksicht auf die Elektrodenstellung, zu krümmen. Wird aber die behaarte Seite stark gereizt, so kann sie sich auch nach dieser Seite biegen.

Bestimmt man den Reizschwellenwert der beiden Flanken mit Induktionsschlag, so sieht man, dass die Erregbarkeit der haarlosen Seite bedeutend höher ist. Zum Beispiel:

Meterial	Schwellenrollensbstand	
	an der haarlosen Seite	an der behaarten Seite
1.	10 cm.	3 cm.
2.	9	0
3.	9	1

Die Krümmungsreaktion der Ranke ist meist sehr träg und also meist nicht dazu geeignet, polare Wirkungen der elektrischen Reizung klarzulegen. Dazu kommt noch, dass die primäre polare Wirkung bei Stromschliessung wegen Ausbreitung der reagierenden Gewebepartie während der Stromdauer mehr und mehr undeutlich wird. Das ist bei *Cissus* in etwas geringem Masse als bei *Cucurbita*, sodass ich hauptsächlich *Cissus* zu meinen Versuchen benützte.

Wird nun ein eben wirksamer konstanter Strom durch eine *Cissus*-Ranke geleitet, so kommt eine Biegung an der Kathode während der Stromdauer und nach Stromöffnung zustande, während die anodische Partie unverändert bleibt. Diese Reaktion muss zweifellos KS sein. Zum Beispiel:

Material I. Intrapolare Strecke 2 cm., 2 Volt, Stromstärke 0,001 Milliampère, Stromdauer 5 Min.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min. (Moment der Stromöffnung)	5	0
„ 10 „	12	0
„ 20 „	15	0
„ 30 „	8	0
„ 40 „	3	0
„ 50 „	0	0

Material II. Stromdauer 15 Min., sonst Versuchsbedingungen wie beim Material I.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min.	3	0
„ 10 „	10	0
„ 15 „ (Moment der Stromöffnung)	15	0
„ 20 „	20	0
„ 30 „	20	0

Bei stärkerem Strom kommt eine Reaktion hervor, die durch die anodische Öffnungserregung bedingt ist. Zum Beispiel:

Material III. Intrapolare Strecke 2 cm., 4 Volt, ca. 0,001 Milliampère, Stromdauer 5 Min.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 2 Min.	10	0
„ 5 „ (Moment der Stromöffnung)	30	0
„ 10 „	30	10
„ 20 „	25	25
„ 30 „	15	25

Material IV. Stromdauer 10 Min., sonst Versuchsbedingungen wie beim Material III.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min.	10	0
„ 10 „ (Moment der Stromöffnung)	30	0
„ 11 „		3
„ 15 „	40	30

Bei Anwendung eines noch stärkeren Stroms tritt aber schon während der Stromdauer eine Biegung sowohl an der Kathode, als auch an der Anode auf. Nach Stromöffnung vergrössern sich die Biegungswinkel an beiden Stellen und zwar stärker an der Anode. Bemerkenswert ist dabei, dass die Biegung an der Anode nicht am Berührungspunkte der Elektrode, sondern an den beiden Seiten desselben zustande kommt, so dass die Ranke an zwei Punkten gebogen wird (Fig. 27). Diese Verhältnisse sprechen sehr dafür, dass diese Reaktion eigentlich nichts anderes als eine Schliessungserregung an den virtuellen Kathoden ist, welche neben der reellen Anode liegen.

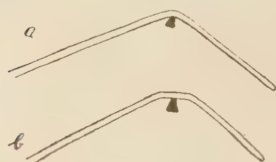


Fig. 27. a. Gewöhnliche Biegungsreaktion (KS, AÖ) b. Biegung bei Anodeschliessungsreaktion (AS)

Material V. Intrapolare Strecke 2 cm., 8 Volt., ca. 0.002 Milliampère, Stromdauer 10 Min.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min.	5	10+10=20
„ 10 „ (Moment der Stromöffnung)	10	20+20=40

Material VI. Versuchsbedingungen wie beim Material V.

Zeit	Biegungswinkel Kathode	Anode
im Moment der Stromschliessung	0	0
nach 5 Min.	3	5+5=10
„ 7 „	5	20+20=40
„ 10 „ (Moment der Stromöffnung)	10	40+40=80

Die Biegungsreaktion der Ranke an der Kathode wird im allgemeinen kleiner bei starker Reizung, was wohl dadurcht verursacht wird, dass bei stärkerem Strom die Ranke allseits erregt wird. Aber es wird auch ein Anelektrotonus an der virtuellen Anode daran teilnehmen (vgl. Kapitel X Abschnitt 3).

Wenn man nun einen sehr starken Strom (20–30 Volt, 0,025–0,1 Milliampère) anwendet, so kommt während der Stromdauer nur AS-Reaktion ohne KS-Reaktion vor und nach Stromöffnung vergrössert sich diese AS-Reaktion noch etwas, aber nicht so stark, wie es bei schwächerem Strom der Fall ist. Die anodische Schliessungsreaktion bei deisem Falle ist aber wohl nicht als eine einfache physiologische Erregung, sondern als eine schädigende Wirkung aufzufassen, da die anodische Stelle an der behandelten Ranke sich beschädigt zeigt und die Stromstärke während der Stromdauer mehr und mehr vergrössert wird.

Wir finden also bei *Cissus*-Ranken die folgenden Reaktionsformeln. Diese stimmen ganz mit denen am *Mazus*-Griffel-Narbe-Präparate erhaltenen Formeln überein.

Reaktionsformel	Reaktion bei Stromschliessung		Reaktion bei Stromöffnung	
	Kathode	Anode	Kathode	Anode
I.	+(KS)	o	o	o
II.	+(KS)	o	o	+(AÖ)
III.	+(KS)	+(AS)	?	?
IV.	o	+(AS)	o	?

An den *Cucurbita*-Ranken konnte ich ebenso beobachten, dass die Reaktionen in der Reihenfolge: KS→AÖ→AS entstehen. Diese Ranke ist aber weniger widerstandsfähig gegen elektrischen Strom, der sie leicht beschädigt und zwar in der Regel früher und stärker an der Anode.

f. Diskussion

Der Übersicht halber seien hier zunächst die obenerwähnten Ergebnisse tabellarisch zusammengefasst:

Gewöhnliche Reaktionsformel	*Chara*	*Mimosa*	*Mazus*	*Cissus* u. *Cucurbita*	*Tradescantia*
I. KS	+	+	+	+	AS
II. KS–AÖ	+	+	+	+	AS–KÖ
III. KS–AÖ–AS	+	+	KS–AS	KS–AS	AS–KS
IV. KS–AÖ–AS–KÖ	+	+			
V. AS (schädigend)			+	+	
Ungewöhnliche Reaktionsformel					
I. AS		+			
II. KS–AS	+	+			
III. KS–AÖ–KÖ	+	+			

Die Reaktionsformeln I (KS) und II (KS-AÖ) sind also an allen untersuchten Materialien zu konstatieren, was dem sogen. polaren Erregungsgesetz entspricht. Ausserdem finden wir AS an allen diesen und KÖ an der *Chara* und *Mimosa*. Bose (32) meint, diese beiden letzteren Reaktionen seien die wesentlich von KS und AÖ verschiedenen Erregungstypen und folglich seien 4 polare Erregungstypen an den Pflanzen zu unterscheiden, eine Ansicht, welche meiner Meinung nach sehr unwahrscheinlich ist. Ich möchte also hier das Wesen von AS und KÖ auseinander setzen.

An *Mazus*, *Cissus* und *Cucurbita* kommt, wie oben erwähnt, bei Anwendung eines sehr starken Stromes nur eine schädliche AS-Reaktion vor. Selbst an narkotisiertem *Mazus* kam diese Reaktion zustande.

Demgegenüber können sie sich von der Anodeschliessungsreaktion bei Anwendung eines schwächeren Stromes gänzlich erholen. Diese Reaktion kann wohl als eine Erregungserscheinung und wie oben öfters flüchtig

erwähnt, als eine Schliessungserregung an der virtuellen Kathode aufgefasst werden. Darauf wollen wir jetzt näher eingehen. An der Ranke ist nämlich diese Reaktion verschieden von einer gewöhnlichen polaren kantigen Krümmung und tritt nicht an der Anode selbst, sondern an den beiden Seiten derselben, d. h. peripolar auf, sodass die Krümmung meist bogenartig oder seltener unregelmässig spiralig wird. BIEDERMANN (22 P. 219) beobachtete bei elektrischer Reizung der glatten Muskeln (Darm, Hautmuskelschlauch der Würmer, Ureter) eine oft über grössere Strecken ausgedehnte Schliessungsdauerreaktion beiderseits von der Anode, eine Reaktion, welche dem Befunde an der Ranke sehr ähnlich ist. Es würde berechtig sein, mit BIEDERMANN (22 P. 217) die Ursache dieser Reaktion in der Stromverteilung im Gewebe und zwar in der virtuellen Kathode zu sehen. Da diese Stromverteilung vermutlich nach dem Bau einer Ranke derartig wie in der Figur 28 sein wird und da die Reagierbarkeit hauptsächlich in Epidermis- oder Rindenparenchym lokalisiert sein wird, so kann man eine Anzahl virtueller Kathoden in der Umgebung der reellen Anode finden (K_1, K_2, K_3). Unter diesen zahlreichen virtuellen Kathoden werden die in einer bestimmten Entfernung von der reellen Anode stehenden (K_2, K_3) am wirksamsten sein, weil die reelle Anode, wie wir bald sehen werden, eine Hemmungswirkung bei Stromschliessung ausübt (vgl. den nächsten Abschnitt).

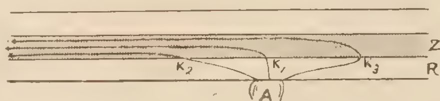


Fig. 28. Schema der Stromverteilung an der Ranke. Z. Zentralzylinder, R. Rinde, A. reelle Anode, K_1, K_2, K_3. virtuelle Kathoden.

Wie oben erwähnt, kann an *Mazus* die Anodeschliessungsreaktion bei sehr starkem Strom nicht durch Äthernarkose vernichtet werden, während das bei der KS-Reaktion der Fall ist. Bei etwas schwächerem basalwärts gerichteten Strom (20-30 Volt) fehlt diese AS-Reaktion ganz oder wenigstens fast ganz am mit Äther narkotisiertem Griffel-Narbe-Präparat. Nach ca. 10 Minuten langem Aufenthalt an der Luft aber lässt sich diese Reaktion deutlich wieder nachweisen. Also ist die AS-Reaktion bei nicht zu starker Reizung wenigstens teilweise als Erregungsvorgang zn betrachten. Sie tritt schon bei einer solchen Stromstärke auf, welche keine äusserlich konstatierbare Schädigungswirkung auf das Gewebe ausübt, und kann sich dann noch ganz erholen. Ausserdem ist die Stelle des Reaktionsbeginns an der Narbe sehr beachtenswert. Die *Mazus*-Narbe beginnt in der Regel zuerst an der direkt gereizten Stelle zu reagieren (Fig. 29). Sitzt nämlich die eine Elektrode an einer Seite der Narbenbasis (die andere an dem Griffel), so pflegt

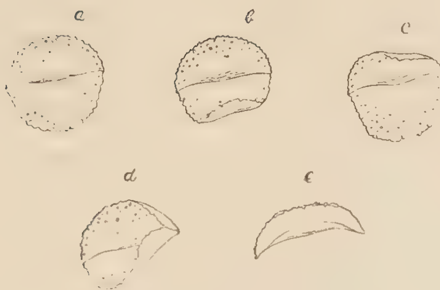


Fig. 29. Reaktionsmodus der *Mazus*-Narbe. a. Zustand der vollständig geöffneten Lappen. b und c. Reaktionsbeginn in dem Falle, in dem der Lappenrand direkt gereizt wird. d. Reaktionsbeginn in dem Falle, in dem eine Seite der Narbenbasis direkt gereizt wird. e. Zustand des vollständigen Lappenschlusses.

der Lappenschluss bei der KS- oder AÖ-Reaktion fast stets zuerst von der Seite, wo die Elektrode sitzt, auszugehen. Dagegen beginnt die AS-Reaktion meistenfalls zuerst von der entgegengesetzten Seite. Die Erregung ist also hier nicht durch die reelle Anode, sondern durch die peripolare oder virtuelle Kathode verursacht. Das ist aber nur der Fall, insoweit die Reaktion ein Erregungsvorgang ist. Denn es pflegt die AS-Reaktion bei sehr starkem Strom, welche als eine Schädigungserscheinung betrachtet werden muss, von der Stelle selbst, wo die Elektrode sitzt, zu beginnen. Es ist also anzunehmen, dass die AS-Reaktion des *Mazus* wie bei den Ranken durch Erregung an der virtuellen Kathode entsteht, dass aber bei sehr starkem Strom eine anodiche Schädigungswirkung hinzukommt.

An der *Mimosa* und *Chara* sind derartige Tatsachen nicht direkt zu beobachten. Die 4 polaren Erregungsformeln an denselben stimmen

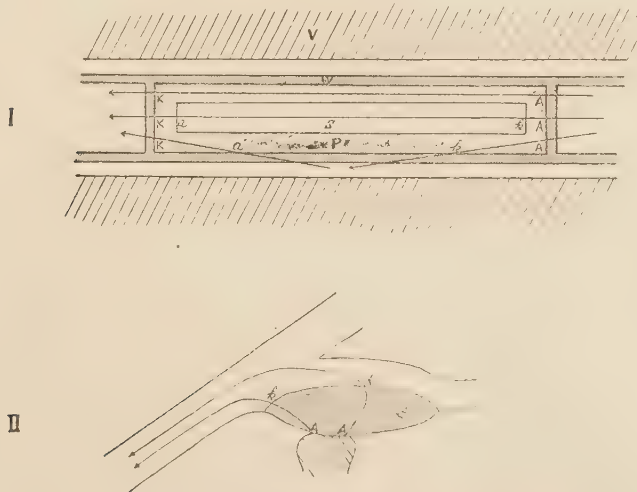


Fig. 30. Schema für Entstehung der virtuellen Pole an *Chara* (I) und *Mimosa* (II). V. Vaselin, W. Zellwand, S. Zellsaft, P. Plasma, G. Untere Hälfte des Gelenkes. A und K. reelle Anode und Kathode, a und k. virtuelle Anode und Kathode, Pfeile: Stromschleife.

mit den sogen. menschlichen Zuckungsformeln ganz überein (139 P. 597). In beiden kommen die KS, AÖ, AS und KÖ-Reaktion vor. Es ist allgemein anerkannt, dass diese AS- und KÖ-Reaktion am menschlichen Körper durch die virtuelle Kathode resp. Anode verursacht werden. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass auch an der *Mimosa* und *Chara* die AS- und KÖ-Reaktion solchen Ursprungs sind (Fig. 30).

Eine andere Möglichkeit wäre die, dass die AS- und KÖ-Reaktion durch die Leitung der KS- und AÖ-Erregung verursacht werden. Da aber an dem *Chara*-Plasma und dem sekundären Blattstiel der *Mimosa* die AS-Reaktion unabhängig von KS in Erscheinung tritt, und der zwischen der Anode und Kathode liegende Teil vollständig reaktionslos bleiben kann, so müssen wir diese Möglichkeit ausschliessen.

Die polaren Reaktionen kommen in der Regel in der Reihenfolge KS→AÖ→AS→KÖ vor. Aber Abweichungen von dieser Reihenfolge können, wie aus den obigen 3 Extraformeln hervorgeht, vorkommen. BOSE (32. P. 227) meint, dass seine 2 abweichenden Reaktionsformeln KS-AS und KS-AS-KÖ durch progressive Verkleinerung der AÖ-Erregbarkeit des Gewebes verursacht werden. Ich konnte als abweichende Formeln nur (I′) AS, (II′) KS-AS und (III′) KS-AÖ-KÖ feststellen, nicht aber die BOSE'sche Formel II′ KS-AS-KÖ. Es ist also viel eher an eine Variation der AS-Reaktion zu denken. Denn in der Reihenfolge KS→AÖ→AS→KÖ kann (I′) AS entstehen, wenn AS früher als KS, (II′) KS-AS, wenn AS früher als AÖ und schliesslich (III′) KS-AÖ-KÖ, wenn AS später als KÖ eintritt.

Wenn die AS und KÖ durch virtuelle Pole verursacht werden, ist es leicht möglich, dass die AS-Reaktion durch gewisse Bedingungen beeinflusst wird. Da die AÖ-Reaktion eine Reizwirkung an der reellen Anode ist, so ist schwer einzusehen, warum diese Erregbarkeit schwächer als die KÖ-Erregbarkeit wird. Die KÖ tritt ja gewöhnlich erst bei einem sehr starken Strom ein. Es ist daher auch verständlich, dass ich gegen die BOSE'sche Angabe der KS-AS-KÖ-Formel nicht begegnete.

Die AS-Reaktion bei einer sehr starken Reizung ist, wie oben erwähnt, als eine anodische Schädigungserscheinung aufzufassen und muss von der reversiblen AS-Reaktion bei weniger starker Reizung getrennt werden. BOSE (30) beobachtete auch, dass bei Anwendung eines höchst starken Stromes (110-220 Volt) diese AS-Reaktion an *Mimosa* und *Averrhoa* ohne KS-Reaktion auftrat, hielt aber diese Reaktion, m. E. mit Unrecht, als eine polare Erregung.

Die Umkehr der polaren Wirkungen an den Staubfadenhaarzellen der *Tradescantia* ist sehr merkwürdig. Wie später genauer erwähnt, verfärbt

sich der violette Zellsaft des Staubblätterhaares bei Durchleitung eines elektrischen Stromes in eigentümlicher Weise. Diese Verfärbung verhält sich innerhalb einzelner Zellen umgekehrt, als an einem Haar als ganzes oder an einem anthocyanhaltigen Presssaft, also ähnlich wie bei der polaren Erregung in einer Zelle einerseits und einem Harr andererseits. Ob solche eigentümliche Verteilung der Ionen während der Stromdurchleitung nur den *Tradescantia*-Zellen eigentümlich ist und sonst in einer causalen Beziehung zu der obenerwähnten Umkehr der Erregungsformeln steht, sei vorläufig dahingestellt, weil weitere Untersuchungen dazu nötig sind.

Die Befunde am *Tradescantia*-Haar sind in einer anderen Hinsicht interessant. Begrifflich ist die physiologische Anode der Ort, wo der Strom in die physiologische Einheit eintritt, die physiologische Kathode der Ort, wo er dieselbe wieder verlässt (vgl. 22 P. 181). Bekanntlich stellt eine Zelle meist eine physiologische Einheit dar. So kann jede Zelle in einem pflanzlichen Gewebe einzeln eine physiologische Anode und Kathode haben. Es verhält sich so in jeder *Chara*-Zelle und *Tradescantia*-Haarzelle. Es kann sich aber auch ein Organ als physiologische Einheit verhalten, wie es bei Blattgelenk, Narbe, Ranke und *Tradescantia*-Haar als ganzes der Fall ist. Man sieht ja an einem *Tradescantia*-Haar zweierlei Arten der physiologischen Pole, eine allgemeine und eine jeder Zelle spezielle. Es entspricht einer Beobachtung von ROUX (208), dass bei Durchleitung eines konstanten Stromes die jeder Zelle speziellen Polfelde und die generellen in einem von einer kleinen Anzahl Zellen gebildeten Wirbeltierei unterscheidbar werden. Was aber die Wirkungsweise an dem speziellen physiologischen Pol in jeder Zelle betrifft, so ist es nicht notwendig, dass sie gleichsinnig mit derselben am generellen Pol ist. An dem *Tradescantia*-Haar sind diese beiden entgegengesetzt aneinander.

Wie schon erwähnt, wird von manchen Autoren, speziell von VERWORN, die normale Umkehr des polaren Erregungsgesetzes an den Protisten betont. Es ist beachtenswert, dass der anodenseitige Plasmazerfall der Rhizopoden dabei als eine Erregungserscheinung betrachtet wird, obwohl diese Erscheinung von LOEB (150, 153) als nichts anderes als eine Vergiftung oder Schädigung aufgefasst wird. Man aber hier gleich merken, dass dieser AS-Zerfall an den Rhizopoden sehr ähnlich jener AS-Schädigung an den Pflanzen ist. BOSE (30) sieht in dieser polaren Erscheinung der Rhizopoden ein Analogon zu seiner AS-KÖ-Reaktion an der *Mimosa* und *Averrhoa*, welche er bei Anwendung eines höchst starken Stromes (220 Volt) beobachtete. Meiner Ansicht nach ist der Plasmazerfall der Rhizopoden während der Stromdauer als eine Folge

der schädlichen abtötenden Wirkung des konstanten Stromes aufzufassen, welche sich vornehmlich an der Anode entwickelt.

2. HEMMENDE POLARE WIRKUNG

Der konstante Strom wirkt an den Polen nicht nur erregend, sondern auch hemmend. Wird nämlich ein Strom durch einem Muskel geschickt, so reagiert der Muskel an der Kathode mit Kontraktion, gleichzeitig aber an der Anode mit Erschlaffung (84, 20, 24 P. 159). Bei Stromöffnung kommt auch eine kathodische Erschlaffung vor (22 P. 226). So sind die polaren Wirkungen des konstanten Stromes an den Muskeln die folgenden:

Bei Stromschliessung		bei Stromöffnung	
an der Kathode	an der Anode	an der Kathode	an der Anode
Kontraktion	Erschlaffung	Erschlaffung	Kontraktion
(Erregung)	(Hemmung)	(Hemmung)	(Erregung)

Ein Analoges ist auch am Plasma von *Chara* und *Tradescantia* zu kostatieren. Bei Anwendung eines mässig starken Stromes, welcher die KS- und AÖ-Reaktion verursachen kann, sieht man an der *Chara*, dass bei Stromschliessung die Plasmaströmung an der Anodenseite der Zelle verübergehend etwas beschleunigt wird. Diese AS-Beschleunigung

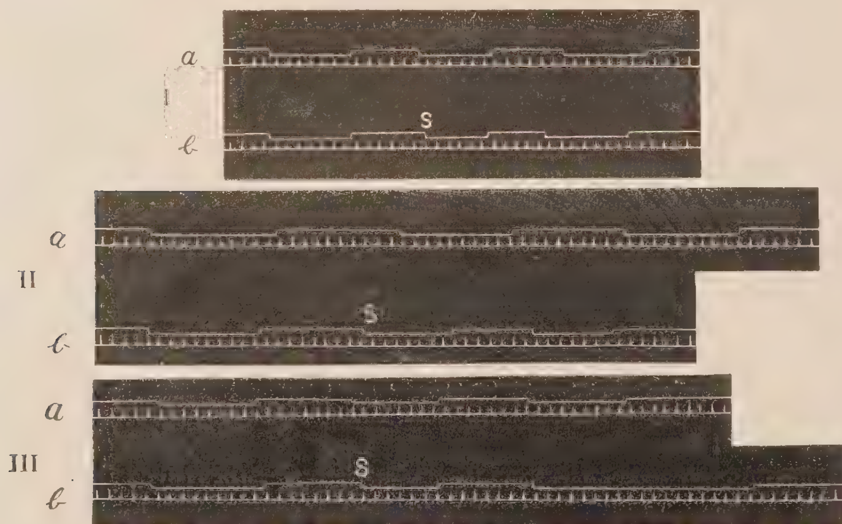


Fig. 31. Graphische Darstellung der AS-Beschleunigung durch einen konstanten Strom. I, II und III: je ein Versuch an je einem Material. a. Marke der Strömungszeit im normalen Zustand. Je ein Abschnitt der oberen Linie entspricht der Zeitlänge, in welcher das beobachtete Körnchen je 10 Mikrometerskalen (0,1 mm.) durchläuft. Die untere Linie zeigt 1/5 Sekundenmarke. b. Marke der Strömungszeit im gereizten Zustand. s. Reizmoment.

wird aber bei stärkerem Strom undeutlicher, was wohl daher kommt, dass sich die gegensinnige AS-Verzögerung allmählich entwickelt.

Zur genaueren Messung der Stromgeschwindigkeit registrierte ich die Zeitdauer, in der ein Plasmakörnchen eine 10 Okularmikrometerskalen entsprechende Strecke durchläuft, mittels eines Tasters und eines elektrischen Signalschreibers auf eine rotierenden Registriertrommel. Es wurde dabei der Reizstrom in dem Momente einwirken gelassen, da ein Plasmakörnchen zu einer bestimmten Stelle der Skalen ankam, und dann die weitere Bewegung desselben verfolgt. Es liess sich nun leicht nachweisen, dass das Körnchen an der anodischen Seite der Zelle schneller dahinströmt. Ein Biespiel ist in der Fig. 31 gegeben. Man sieht also in dieser Figur, dass an der Anodenseite der Zelle die Strömung der Plasmakörnchen, welche vor der Reizung eine fast konstante Geschwindigkeit zeigt, bei Stromschliessung vorübergehend deutlich beschleunigt wird. Diese Beschleunigung kann nachher wieder verzögert werden, was zweifellos durch Erregungsleitung von der Kathodenseite her zustande kommt. Eine ähnliche Beschleunigung ist auch an der Kathodenseite der Zelle bei Stromöffnung zu konstatieren. So sind die Polwirkungen eines mässig starken Stromes auf das *Chara*-Plasma die folgenden:

Bei der Stromschliessung		bei der Stromöffnung	
an der Kathode	an der Anode	an der Kathode	an der Anode
+	—	—	+
(Verzögerung)	(Beschleunigung)	(Beschleunigung)	(Verzögerung)

An der *Tradescantia*-Zelle sieht man ebenso bei Reizung mit einem mässig starken Strom die KS- und AÖ-Beschleunigung ausser der AS- und KÖ-Verzögerung, wie zu erwarten ist.

3. ELEKTROTONUS

Der Nerv und Muskel erfährt bei Reizung mit einem konstanten Strom nicht allein innerhalb der direkt durchströmten Strecke, sondern auch noch darüber hinaus in der extrapolaren Strecke eine Veränderung, welche man Elektrotonus nennt; dieselbe besteht erstens in Änderung seiner Erregbarkeit (physiologischer Elektrotonus), zweitens in der Änderung seiner elektromotorischen Wirksamkeit (physikalischer Elektrotonus) (vgl. 139 P. 590). Diese Erscheinungen sind auch an der Pflanze konstatierbar.

Zum Nachweis dieser Erscheinung benützte ich zunächst das Griffel-Narbe-Präparat von *Mazus*. Es wurde der Griffel, nahe der Narbenbasis, zwischen 2 dünnen Spitzen einer Platinelektrode hineingeschaltet, sodass ein Öffnungsinduktionsschlag als Prüfstrom quer durch den Griffel geschickt werden konnte. Dann wurde der eine Pinsel der

Kalomelelektrode an der Stelle, wo die kathodische Platinspitze lag, und der andere an einem davon ca. 3 mm. entfernten Punkte am Griffel angelegt, um dadurch einen konstanten Strom spitzenwärts oder basalwärts in den Griffel schicken zu können. In den hier angeführten Versuchen wurde stets ein unterschwelliger, aber möglichst starker konstanter Strom angewendet, weil es zu lang dauert, bis die Narbenreaktion wieder nachlässt, wenn diese durch konstanten Strom hervorgerufen wird.

In einer Versuchsreihe wurde zuerst ein konstanter Strom, welcher ein wenig unterschwellig war, spitzenwärts durchgeleitet, was natürlich keine Reaktion hervorrief. Wurde dann ein ebenso unterschwelliger Öffnungsinduktionsschlag mittelst der Platinelektrode hindurch geschickt, welcher sonst reaktionslos ist, so kam jetzt eine Reaktion der Narbe vor. Dieses Resultat weist auf eine Erhöhung der Erregbarkeit an der Kathode hin, ein Beweis des Katelektrotonus.

In einer anderen Versuchsreihe wurde zuerst die Reizschwelle mit Öffnungsinduktionsschlag bestimmt (I), dann dieselbe nach Schliessung eines spitzenwärts gerichteten, unterschwelligen konstanten Stroms (II) und schliesslich wieder die Reizschwelle nach Öffnung des konstanten Stroms (III) bestimmt. Es stellte sich auch hier die kathodische Erregbarkeitserhöhung heraus. Beispiel:

Material	Schwellenrollenabstand in cm. für		
	I	II	III
1.	3,5	4,5	4,0
2.	4,0	5,0	4,0
3.	3,5	5,0	4,0
4.	3,5	4,5	3,5
5.	4,0	5,0	4,0

Stromquelle des konstanten Stromes 8 Volt, Zimmertemperatur 16°C.

In einer weiteren Versuchsreihe wurde die Reizschwelle mit Öffnungsschlag vor (I), während der Schliessung eines unterschwelligen Basalwärtsstromes (II), und nach der Öffnung desselben (III) bestimmt. Es wurde dadurch die anodische Erregbarkeitsverminderung, der Anelektrotonus festgestellt. Beispiel:

Material	Schwellenrollenabstand in cm. für		
	I	II	III
1.	5,0	3,0	4,0
2.	5,0	4,0	4,0
3.	4,0	2,0	3,0
4.	4,0	3,0	4,0
5.	4,0	3,0	4,0

Stromquelle des konstanten Stromes 10 Volt, Zimmertemperatur 17,5°C.

Die Erregbarkeit nach Verschwinden des Anelektrotonus wurde auch weiter untersucht. Es wurde dazu ein unterschwelliger basalwärts gerichteter Strom 2 Minuten lang zur Einwirkung gebracht und dann nach 2 Minuten langer Pause die Reizswelle bestimmt (II). Diese war meist erheblich verkleinert entgegen dem Wert vor Stromschliessung (I) und nach längerer Pause (III), d. h. die Erregbarkeit war deutlich erhöht an der Anode nach Stromöffnung. Beispiel:

Material	Schwellenrollenabstand in cm. für			
	I	II	III	II (nochmals)
1.	4,0	6,0	3,0	
2.	4,0	7,0	4,0	
3.	4,0	8,0	3,0	
4.	4,0	8,0	4,0	
5.	4,0	6,0	4,0	
6.		8,0	4,0	8,0
7.		7,0	5,0	7,0
8.		8,0	5,0	7,0

Stromquelle des konstanten Stromes 10 Volt, Zimmertemperatur 15°C.

Weiter wurde die Reizschwellenbestimmung 2 Minuten nach Öffnung eines unterschwelligen Spitzenwärtsstromes (II) ausgeführt. Die Reizschwelle war stets höher als im normalen (I und III), sodass die Erregbarkeit nach Verschwinden des Katelektrotonus als zeitweilig vermindert angenommen werden muss.

Material	Schwellenrollenabstand in cm. für			
	I	II	III	II (nochmals)
1.	4,5	3,0	4,5	
2.	4,0	3,0	4,5	
3.	4,0	4,0	4,5	
4.	4,0	3,5	4,5	
5.	4,0	3,5	5,0	
6.		3,5	4,5	3,0
7.		4,5	5,5	4,5
8.		3,5	5,5	4,0

Stromquelle des konstanten stromes 10 Volt, Zimmertemperatur 18°C.

Nach all diesen Versuchsreihen nimmt die Erregbarkeit an der Kathode durch Schliessung des konstanten Stromes zu, dagegen durch Öffnung ab, und an der Anode gerade umgekehrt, ein Verhalten, das mit den Befunden an Nerven oder Muskeln (22 P. 564) übereinstimmt. Die Erregbarkeitsschwankungen an der Kathode oder Anode konnten übrigens auch an ein und demselben Material konstatiert werden.

Um das Protoplasma von *Chara* in dieser Beziehung zu untersuchen, verfertigte ich 4 ineinander kommunizierende Kammern auf einem Objektträger, wie in der Figur 32 dargestellt.

Es wurde ein polarisierender Strom mittelst der Kalomelelektroden (PP) durch die *Chara*-Zelle (CC) der Länge nach durchgeleitet und ein als prüfstrom benutzter Induktionsschlag mittels eines anderen Paars von Kalomelelektroden (RR) quer zu einem Ende der Zelle. Die Bestimmung der Reizschwelle an diesem Teil wurde wie bei dem *Mazus*-Versuch ausgeführt, ausgenommen, dass hier ein schwacher, wirksamer konstanter Strom als polarisierender Strom benutzt wurde, weil die Reaktion des *Chara*-Plasmas relativ schnell erholbar ist.

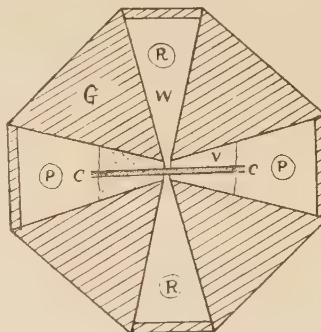


Fig. 32. Versuchsanordnung für den Nachweis des Elektrotonus an *Chara*. G: Glasstücke, mit Asphalt gekittet, W: Wasser, V: Vaselin, CC: *Chara*-Zelle, PP: Kalomelelektroden für den polarisierenden Strom, RR: diejenigen für den Prüfstrom.

Es stellte sich durch wiederholte Untersuchungen heraus, dass nach Erholung der KS-Stillstandsreaktion die Erregbarkeit an der Kathode während der Stromdauer in den meisten Fällen, wenigstens vorübergehend, mehr oder weniger erhöht war, während die Erregbarkeitsveränderung nach Stromöffnung nicht eindeutig bestimmbar war. Jene erhöhte Erregbarkeit an der Kathode neigte während der Stromdauer wieder dazu zu sinken, was vermutlich von der sogen. lokalen Ermüdung an der Kathode (22 P. 245) oder von der sogen. depressiven Kathodenwirkung (255, 139 P. 592) ausgeht. Zum Beispiel:

Material	Dauer d. polarisierenden Stromes	Schwellenrollenabstand (in cm.) an der Kathodenseite der Zelle					
		vor der Reizung	während der Stromdauer			nach der Stromöffnung	
			nach 2′	nach 10′	nach 20′	nach 2′	nach 10′
1.	20′	5,5	6,5	5,5	5,5	5,5	5,5
2.	10′	5,5	6,0	6,0		6,0	5,5
3.	5′	5,5	5,5			5,0	5,0

Die Erregbarkeit an der Anode schien dagegen in der Regel während der Stromdauer, wenigstens vorübergehend erniedrigt zu werden, während eine Änderung derselben nach Stromöffnung nicht eindeutig konstatiert werden konnte. Zum Beispiel:

Material	Dauer des polarisierend. Stromes	Schwellenrollenabstand (in cm.) an der Anodenseite der Zelle					
		vor der Reizung	während der Stromdauer nach			nach der Stromöffnung nach	
			2′	10′	20′	2′	10′
1.	20′	6,5	6,5	6,0	6,5	6,5	7,0
2.	10′	5,5	3,0	5,0		5,5	5,5
3.	10′	5,0	4,0	4,5		5,0	5,0

Obwohl also die elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen an dem *Chara*-Plasma nicht so regelmässig zu konstatieren waren, wie an dem *Mazus*, kann man doch wohl aus den gesagten wenigstens ein Vorhandensein von solchen vermuten.

An *Biophytum*, *Mimosa* u. a. konnte BOSE (32 P. 216 und 234) eine entgegengesetzte Wirkungsweise der Kathode und Anode und zwar eine depressive Wirkung bei AS und KÖ am schönsten an dem Blattstiel von *Biophytum* konstatieren und meinte, dass diese Hemmungserscheinung in Beziehung zu dem Elektrotonus steht. Meine Nachprüfungen am dem sekundären Blattstiel von *Mimosa* erbrachten die nämlichen Resultate. Wird nämlich ein mässig starker konstanter Strom in einen sekundären Blattstiel von *Mimosa* spitzenwärts oder basalwärts durchgeleitet, so sieht man die Blättchenschlussreaktion von der Kathode beginnend nach beiden Richtungen fortschreiten. So lange der Strom noch relativ schwach ist, geht diese Reaktion weiter durch die anodische Stelle hin; bei stärkerem Strom wird sie jedoch an der Anode blockiert, so dass die Blättchen in der Nähe der Anode unbewegt bleiben. Diese anodischen Blättchen reagieren aber bei Stromöffnung, und die Leitung der AÖ-Erregung wird von der Kathode gehemmt. Bei Anwendung eines noch stärkeren Stroms werden diese Verhältnisse wieder nicht bemerkbar, weil bei Stromschliessung die Blättchenschlussreaktion gleichzeitig an den beiden Polstellen stattfindet, während die Blättchen in der mittleren intrapolaren Strecke unbewegt bleiben.

BOSE (32 P. 164) konnte eine anodische Hemmung der Reizleitung ebenso an dem primären Blattstiel von *Mimosa* konstatieren, was ich auch bestätigen konnte. Ferner konnte ich mittels einer Versuchsanordnung, welche beim *Mazus* benutzt wurde, direkt nachweisen, dass die Erregbarkeit des Blattstiels an der Anode wirklich sehr herabgesetzt ist.

Hier seien noch einige Tatsachen angeführt, welche vermutlich in Beziehung zu dem Elektrotonus stehen. Vergleicht man nämlich die Eigenschaften der KS- und AS-Reaktion, so findet man etwa folgende Verschiedenheiten, welche am schönsten an der *Mazus*-Narbe und *Cissus*-Ranke beobachtet werden können (vgl. auch BOSE 30). 1) die KS-Reaktion kommt in der Regel bei schwächerem Strom vor, als die AS-Reaktion, 2) aber mit Verstärkung des Stromes (bis 55 Volt) nimmt die Gröss der KS-Reaktion anfangs zu und dann allmählich ab, bis endlich diese nicht mehr bemerkbar wird, dagegen scheint die AS-Reaktion dabei immer grösser zu werden. 3) Bei Anwendung eines sehr starken Stromes tritt also die AS-Reaktion leichter auf, als die KS. Diese Abnahme der KS-Reaktion wird vermutlich, wenigstens teilweise durch Anelektrotonus an der virtuellen Anode bedingt sein.

Eine weitere bemerkenswerte Tatsache ist, dass bei Anwendung eines mässig starken Stromes die Grösse der KS-Krümmungsreaktion einer Ranke kleiner ist, als die AÖ-Krümmungsreaktion, z. B.:

Material	Stromstärke in Volt	Stromdauer	KS-Reaktion: Maximum des Krümmungswinkels	KS-Reaktion: vollständige Erholung nach	AÖ-Reaktion: Maximum des Krümmungswinkels	AÖ-Reaktion: vollständige Erholung nach
1.	4	5 Min.	30° (nach 10′)	1,5 St.	25° (nach 25′)	2,0 St.
2.	4	5	10° („)	0,8	25° (nach 15′)	0,8
3.	6	5	25° („)	1,0	50° (nach 10′)	1,5
4.	8	5	20° („)	4,0	55° (nach 1 St.)	nach 4 St. noch 10°
5.	10	5	30° („)	3,0	90° (nach 30′)	nach 3 St. noch 30°
6.	12	5	55° (nach 25′)	7,0	110° (nach 3 St.)	nach 24 St. noch 20°

Die Ursache dieser Erscheinung liegt wahrscheinlich in erster Linie darin, dass die KS-Reaktion durch eine gleich nachfolgende KÖ-Hemmung bei der Stromöffnung reduziert wird, während die AÖ-Reaktion von keiner solchen Gegenwirkung beeinflusst wird. Natürlich kann auch eine Mitwirkung der virtuellen Pole dabei nicht ausser Acht gelassen werden.

Was nun den physikalischen Elektrotonus angeht, so konstatierte HÖRMANN (123 P. 66) an der *Nitella*-Zelle, dass mittels eines LIPPMANN'schen Kapillarelektrometers die elektrotonischen Ströme in der extrapolaren Strecke nachgewiessen werden können, wie bei den Nerven (vgl. 139 P. 590). Ich selbst studierte diese Verhältnisse an den Ranken oder Stengel von *Cissus*. Da an den Pflanzen ein Strom schon im normalen Zustand abzuleiten ist, so wurden die Resultate dadurch nicht wenig gestört. Jedoch konnte ich meist die extrapolaren Ströme mittels eines LIPPMANN'schen Kapillarelektrometers wie bei den Nerven konstatieren.

4. POLARE WIRKUNGEN DES INDUKTIONSSTROMES

Es ist allgemein in der Zoophysiologie anerkannt, dass ein Induktionsschlag gewöhnlich beim Entstehen einwirkt und eine KS-Reaktion verursacht, aber auch eine AÖ-Reaktion bei Anwendung eines starken Induktionsstroms zustande kommt (vgl. 22 P. 184 und 620, 247, 135,

61). Wird nun ein Induktionsschlag in die Zelle von *Chara* oder *Tradescantia* geschickt, so entsteht in der Regel eine Stillstandsreaktion gleichzeitig an beiden Seiten der Zelle. Aber bei Anwendung eines schwachen, eben wirksamen Induktionsstromes ist es nicht schwer eine einseitige Reaktion zu konstatieren, welche in der *Charâ*-Zelle an der Kothodenseite lokalisiert ist. Ebenso wurde an der *Cissus*-Ranke, der *Mazus*-Narbe und dem *Mimosa*-Blatt konstatiert, dass ein schwacher Induktionsstrom nur an der Kathode und ein stärkerer an beiden Polen wirkt. Unter anderem seien hier Befunde an der *Mimosa* in verschiedenen Fällen angeführt.

1) Beide Elektroden auf ein und demselben Blattstiel: Bei starkem Induktionsstrom ist die Reaktionszeit sowohl für den basalwärts, als auch für den spitzenwärts gerichteten Strom fast gleich, aber bei schwachem Strom ist die Reaktionszeit für den basalwärts gerichteten Strom kleiner, als diejenige für den spitzenwärts gerichteten Strom, was auch von Bose (32 P. 206) beobachtet worden ist.

2) Die eine Elektrode an dem Gelenk und die andere am Stengel: Bei sehr schwachem Strom ist bloss der vom Stengel nach dem Gelenk gehende Strom wirksam, bei stärkerem Strom ist die Stromrichtung gleichgültig.

3) Die eine Elektrode an der unteren Fläche des Gelenkes und die andere an der oberen Fläche desselben: Sehr schwacher Strom ist nur wirksam in der absteigenden Richtung, aber stärkerer auch in der aufsteigenden.

4) Jede Elektrode liegt an je einem Blattgelenke: Ein eben wirksamer Induktionsstrom wirkte in diesem Fall entweder nur an der Kathode oder Anode oder auch an beiden. Bei einer einpoligen Reaktion war das reagierende Blatt stets das obere oder jüngere, welches empindlicher als das untere oder ältere zu sein pflegt, was darauf hinweist dass die hier eintretenden, nicht eindeutigen Resultate durch Verschiedenheit der Erregbarkeit der Blattgelenke verursacht werden. Ähnliches wurde auch beobachtet, wenn die beiden Elektroden einen sekundären Blattstiel berührten. Es war hier der der Spitze näher liegende Pol meistenfalls wirksamer für Fiederblättchenbewegung, unabhängig von der Stromrichtung. Diese Befunde sprechen also nicht gegen die obengenannte Regel.

5) Die eine Elektrode an der Spitze eines Fiederblättchens und die andere an der Spitze eines anderen Fiederblättchen derselben Seite: Beim Schwellenreiz reagiert immer nur das Anodenblättchen. Bei stärkerem Strom reagiren nun das anodische Blättchen oder das anodische

als auch das kathodische. Die dem Polblättchen gegenüber stehenden Blättchen reagierten aber dabei fast niemals.

6) Die eine Elektrode an der Spitze eines Fiederblättchens und die andere an der Spitze des diesem gegenüberstehenden: Es reagiert hier nur das anodische Blättchen oder sonst reagieren beide Blättchen gleichartig. Bei Wiederholter Reizung mit unterschwelligen Induktionsschlagen reagiert ausnahmslos zuerst das anodische Blättchen.

Die Reaktion des anodischen Blättchens in den letzten beiden Fällen ist in Wirklichkeit nichts anderes als eine Kathodenerregung des Gelenkansatzes, wie es früher erörtet ist.

7) Die eine Elektrode an einem sekundären Blattstiel, die andere an einem anderen benachbarten: Bei schwachem Strom tritt die Reaktion des Fiederblättchens meist nur an der Kathode auf, bei stärkerem aber sowohl an der Kathode, als auch an der Anode. Eine Reaktion am sekundären Gelenk wurde bei der von mir gewendeten Stromstärke nicht konstatiert.

Nach allen gesagten sehen wir, dass die Erregungsformeln bei Reizung mit Induktionsstrom den obenerwähnten Erregungsformeln I und II bei Anwendung des konstanten Stromes entsprechen, m. a. W. das polare Erregungsgesetz auch seine Giltigkeit für Induktionsstrom hat.

XI RICHTENDE WIRKUNG DES ELEKTRISCHEN STROMES

Unter den richtenden Wirkungen des elektrischen Stromes verstehen wir die Erscheinungen, welche bisher als Galvano- oder Elektrotropismus sowie Galvano- oder Elektrotaxis genannt wurden. In der Tierphysiologie neigten ältere Autoren dazu die bewegungsrichtenden Reaktionen der freibeweglichen Organismen als Galvanotropismus zu bezeichnen. Gemäss dem Sinne der in der Pflanzenphysiologie herrschenden Nomenklatur nennt HERBST (104) dagegen diese als Galvanotaxis und die Reaktionen an der Wachstumsrichtung der Organe durch Stromeinwirkung als Galvanotropismus. Diese Benennungen wurden auch von NAGEL (174) aufgenommen, während VERWORN (244 P. 536) beide Reaktionen einfach als Galvanotaxis bezeichnen will. STATKEWITSCH (222) will neuerdings dagegen die bewegungsrichtenden Reaktionen als Galvanotropismus und die die Achsenstellung richtenden als Galvanotaxis bezeichnen. Ich möchte hier im folgenden der HERBST'schen Nomenklatur folgen, nämlich die Galvanotaxis als richtende Reaktion an der fortschreitenden Bewegung und den Galvanotropismus als diejenige an der Achsenstellung definieren.

1. GALVANOTROPISMUS DER KEIMWURZEL

Über den Galvanotropismus der Keimwurzel ist viel gestritten worden. ELFVING (57) war der erste, welcher über diese Erscheinung schrieb. Als er nämlich durch Keimwurzeln verschiedener Pflanzenarten im Brunnenwasser einen Gleichstrom mittels metallischer Elektroden quer durchströmen liess, sah er die Wurzeln sich meist nach der Anode, bei einigen Pflanzen aber nach der Kathode krümmen. Nach ihm wurde diese Erscheinung stets von ausnahmslosem Absterben der Wurzeln begleitet.

Dagegen fand MÜLLER-HETTLINGEN (170), dass die Wurzelspitzen der Keimlinge sich nach der Kathode krümmen und zwar ohne Absterben des Wurzelgewebes, als er einen Gleichstrom durch ein feuchtes Flannelstück mit keimenden *Lepidium*-Samen leitete. Nach ihm soll diese Erscheinung darum zustande kommen, weil der absteigende Strom der Keimwurzel weniger schädlich ist, als der aufsteigende (vgl. auch 133).

BRUNCHORST (36, 37, vgl. auch GASSNER 89) studierte die Sache genauer. Seine Versuchsanordnung war der ELFVING'schen gleich, ausgenommen, dass er Kohleplatten als Elektroden benutzte und die ganze Versuchsanordnung während der Untersuchung mit einem Klinostaten rotieren liess. Nach ihm hängt die galvanotropische Erscheinung der Wurzel nicht von der Pflanzenart, sondern von der Stromstärke ab, und zwar kommt bei schwachem Strom eine negative Krümmung (nach der Kathode), bei mittlerem eine S-förmige und bei starkem eine positive (nach der Anode) Krümmung zum Vorschein. Diese positive Krümmung war, wie schon von ELFVING beobachtet wurde, auch bei dekaputierten Wurzeln zu sehen, bei welchen aber die negative niemals auftrat. Daraus schloss er, dass die negative Krümmung allein eine echte, der geo-, helio- oder dergleichen-tropischen Erscheinung entsprechende Reizwirkung ist, während die positive nichts anderes als eine Schädigungserscheinung der anodischen Wurzelflanke ist, welche durch von der Anode ausgeschiedene elektrolytische Produkte (Wasserstoffsuperoxyd, Kationen) verursacht wird.

Diese Angabe bestreitet RISCHAWI (200), indem er nicht nur die positive, sondern auch negative Krümmung durch kataphoretische Wirkung des elektrischen Stromes zu erklären versuchte, andererseits nahm ROTHERT (205) die BRUNCHORST'sche Meinung als richtig auf und behauptete dabei, dass nicht nur die Wurzelspitze, sondern auch die übrige krümmungsfähige Zone galvanotropisch empfindlich sei.

Nach GASSNER (89, 90), welcher die ELFVING'sche Methode be-

nutzte und die Versuche in einem Dunkelzimmer anstellte, um einen heliotropische Einfluss auszuschalten, sind die Stromdichte und Stromdauer ausschlaggebende Faktoren für die Krümmung, weil mit der Zunahme der Stromdichte oder Stromdauer zuerst eine negative, dann S-förmige, dann weiter positive Krümmung auftritt, und schliesslich keine Krümmung mehr zu sehen ist. Er meint, dass die galvanotropische Erscheinung nichts anderes als eine besondere Form der traumatropischen Krümmung sei, d. h. die negative Krümmung ist durch Verletzung der anodenseitigen, empfindlichen Wurzelspitze, die positive durch Verletzung der anodenseitigen Wachstumszone bedingt, und die S-förmige ist nichts anderes als ein Übergangsstadium zwischen beiden. Was nun diese anodenseitige Verletzung anbetrifft, vermutet er nur, dass die inneren Elektrolyte im Wurzelgewebe hierbei eine grössere Rolle spielen, als die äusseren.

Dagegen nehmen EWART und BAYLISS (66, 11) sowie SCHELLENBERG (215) an, dass der Galvanotropismus der Wurzel nichts anderes als ein Chemotropismus sei. Nach ihnen sollen die Keimwurzeln an der Spitze sich schon durch chemische Einwirkung der äusseren Elektrolyten krümmen. Darauf gestützt meint ROTHERT (207), dass eine positive Krümmung auch als echte Reizkrümmung auftreten kann und zwar bei geringerer Stromstärke, als für die negative Reizkrümmung.

Das Problem des Galvanotropismus der Keimwurzel scheint also noch nicht geklärt zu sein. Ich selbst stellte deswegen nachprüfende Versuche an Keimlingen von *Raphanus sativus*, *Phaseolus vulgaris*, *Vicia Fava* und *Pisum sativum* an.

a. Versuch mit der ELFVING-BRUNCHORST'schen Methode

Die Keimlinge von *Raphanus sativus*, *Pisum sativum* oder *Phaseolus vulgaris* wurden vertical in Brunnenwasser zwischen beide Kohleplattenelektroden hineingetaucht und ein konstanter Strom zugeleitet. Durch Benutzung eines Horizontalmikroskops wurde das Auftreten einer minimalen Reaktion beobachtet (vgl. 169). Die Versuchsresultate stimmen im wesentlichen mit denjenigen von BRUNCHORST (36) oder GASSNER (89) überein, deshalb unterlasse ich, sie hier zu beschreiben. Aber es muss erwähnt werden, dass bei meinen Materialien nur sehr selten eine negative Krümmung zu sehen war. M. a. W. war die erste sichtbare Reaktion der Wurzel meistenfalls eine positivsinnig; in dieser Hinsicht nähern sich meine Resultate denselben von EWART und BAYLISS (66, 11). Die schwächste positive Krümmung konnte sich in gewissem Grade erholen. Ich konnte aber nicht die Existenz einer positiven Reizkrüm-

mung im ROTHERT'schen Sinne nachweisen.

b. Versuch mit lokaler Durchströmung

Die bisherigen Untersuchungen über den Galvanotropismus wurden ausschliesslich in einem flüssigen Medium ausgeführt. Deswegen versuchte ich, den konstanten Strom durch die in Luft stehende Wurzel zu leiten, indem ich die Pinsel der OKER-BLOM'schen Elektroden direkt die Wurzel berühren liess. Nach relativ kurzer Durchströmung wurden die Versuchsmaterialien in's Wasser gelegt und im Dunkelzimmer stehen gelassen, um die nach einiger Zeit sichtbar werdende Reaktion zu beobachten.

(i) Wurde ein Gleichstrom durch die Wachstumszone allein quergeleitet (Fig. 33, A), so krümmten sich die Wurzeln ausnahmslos nach der Anodenseite, und zwar desto früher, je grösser die Stromstärke oder die Einwirkungsdauer war. Die von der anodischen Elektrode direkt berührte Stelle war am stärksten konkav, z. B.

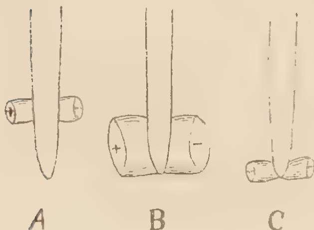


Fig. 33. Methode zur Querleitung des elektrischen Stromes durch die Wurzel. Erklärung im Text.

(a) Keimwurzel von *Pisum sativum*, die Elektroden 3 mm. oberhalb der Spitze; 45 Volt, Stromstärke ca. 0,8 Milliampère, Stromdauer 1 Min. Resultat: positive Krümmung, nach ca. 5 Stunden Krümmungswinkel 40°, nach ca. 20 Stunden Winkel 50° (Fig. 34 a.).

(b) Keimwurzel von *Phaseolus sativus*, die Elektroden 3 mm. oberhalb der Spitze, 50 Volt, 0,8 Milliampère, Stromdauer 1 Min. Resultat: positive Krümmung, nach ca. 5 Stunden Krümmungswinkel 30°, nach ca. 20 Stunden Winkel 70° (Fig. 34, b).

(c) Keimwurzel von *Vicia Faba*, die Elektroden 10 mm. oberhalb der Wurzelspitze, 50 Volt, ca. 0,4 Milliampère, Stromdauer 5 Min. Resultat: positive Krümmung, nach ca. 3 Stunden Krümmungswinkel 100°, nach ca. 20 Stunden Winkel 30°.

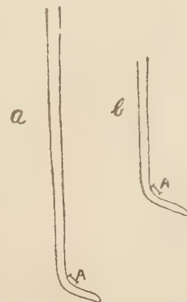


Fig. 34. Krümmung der Wurzel. A. Anode. Erklärung im Text.

Dass die erwähnte Erscheinung wenigstens bei Anwendung eines starken Stromes als eine Schädigungskrümmung anzusehen ist, welche durch die anodische Verletzung des Gewebes verursacht wird, wird durch folgende Tatsachen bewiesen: 1) die anodische Gewebepartie wird, wenn der Strom relativ stark ist, auffallend durchscheinender, als die übrigen Stellen, 2) wenn man die Wurzel in wässerige Methylgrünlösung bringt, so färbt sich die anodische Gewebepartie allein schnell und intensiv (vgl. 118) und 3) die betreffende Partie des Gewebes wird später zerstört, was auch schon makro-

skopisch, aber noch deutlicher mikroskopisch nachweisbar ist (vgl. Fig. 37). Erwähnt sei aber, dass die erste konstatierbare Krümmung eine positive ist, wenn man einen schwachen, ebenwirksamen Gleichstrom durchleitet und die Wurzelspitze mikroskopisch beobachtet. An solchen Materialien ist aber eine Schädigung des Gewebes weder makroskopisch, noch mikroskopisch nachzuweisen.

(ii) Wird ein starker, schädlich wirkender Strom durch die extreme Wurzelspitze geschickt (Fig. 33, c), so ist das Resultat ganz anders. Meistenfalls biegen sich die Wurzeln kathodisch. Diese Erscheinung tritt am deutlichsten auf, wenn die Stromstärke mässig stark und die Einwirkungsdauer mässig lang ist. Eine zu starke und zu lange Durchströmung ist aber ungünstig, weil hier offenbar sich die Beeinflussung des Stromes ausbreitet, z. B.

(a) Keimwurzel von *Pisum sativum*, Berührungsstrecke der Elektroden 1 mm. an der Spitze; 45 Volt, ca. 1 Milliampère, Stromdauer 1 Min. Resultat: eine negative Krümmung an der Streckungszone, nach ca. 5 Stunden Krümmungswinkel 15°, nach ca. 20 Stunden Winkel 40° (Fig. 35, a).

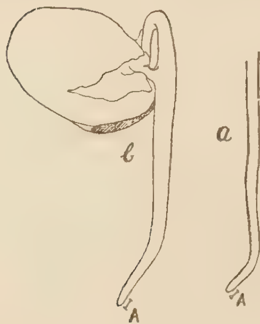


Fig. 35. Erklarung im Text. a. anodische Elektrode.

(b) Keimwurzel von *Phaseolus sativus*, Elektroden 1 mm. von der Wurzelspitze; 50 Volt, ca. 1 Milliampère, Stromdauer 1 Min. Resultat: eine negative Krümmung, nach ca. 5 Stunden Krümmungswinkel 30°, nach ca. 20 Stunden Winkel 50°.

(c) Keimwurzel von *Vicia Faba*. Elektroden 1 mm. von der Wurzelspitze, 25 Volt, ca. 0,5 Milliampère, Stromdauer 1/2 Min. Resultat: eine negative Krümmung, nach ca. 1 Stunde nichts, nach ca. 3 Stunden etwas nach der Kathode, nach ca. 20 Stunden Krümmungswinkel 35° (Fig. 35, b).

Diese Erscheinung ist ohne Zweifel eine typische traumatropische Krümmung. Falls man aber einen schwach wirksamen Strom auf die Wurzelspitze einwirken lässt, so pflegt die Reaktion nicht so eindeutig zu sein und ist es schwer, hier sicher den Reaktionsmodus zu formulieren. Roh betrachtet, scheint die Krümmung beim schwächsten Strom positiv und bei etwas stärkeren S-förmig spiralartig oder transversal zu sein.

(iii) Wird nun ein elektrischer Strom durch eine grössere Strecke (z. B. 3–4 mm.) der Wurzelspitze quergeleitet (Fig. 33, b), so ist die Krümmungsreaktion noch komplizierter. Bei starkem Strom, welcher eine anodenseitige Schädigung des Materials verursacht, ist die Krümmung vorwiegend negativ, manchmal aber auch S-förmig, transversal oder positiv (Fig. 36). Wenn man nun die anodische Seite des gereizten Gewebeteils nach 1 oder 2 Tagen mikroskopisch beobachtet, so sieht

man sehr deutlich, dass das Gewebe gänzlich zerstört ist (Fig. 37).

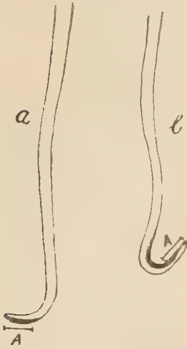


Fig. 36. Krümmungen der Keimwurzeln von *Vicia Faba*, nach ca. 48 Stunden beobachtet; Elektroden berühren eine 3 mm. lange Spitzenstrecke, Anodenseite (A) wird bläulich verfärbt. a. Eine negative Krümmung (50 Volt, 1,5 Milliampère, Stromdauer 1 Min. b) Eine positive Krümmung (50 Volt, 1,5 Milliampère, Stromdauer 2 Min.).

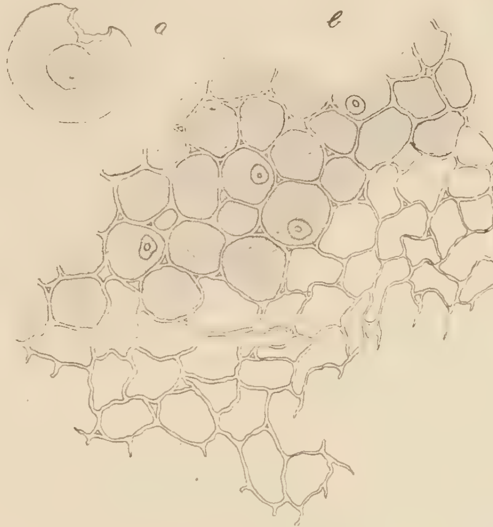


Fig. 37. a. Querschnitt des gekrümmten Teils des Figur 36, b bezeichneten Materials; die anodische Seite ist zerstört. b. Mikroskopisches Bild dieses Teils (Vergrösserung × 200). Der Zellinhalt fehlt in den zerstörten Zellen.

Bei schwachem oder mittelstarkem Strom pflegt dagegen vorwiegend die positive Krümmung aufzutreten (Fig. 38).

Aus allen diesen Versuchsreihen ist zu schliessen, dass ein stärkerer Gleichstrom eine anodische Schädigunswirkung auf das Wurzelgewebe ausübt (vgl. Kapitel X Abschnitt 1) und eine positive Krümmung hervorruft, falls derselbe hauptsächlich die Wachstumszone trifft, und dass dagegen eine typische traumatropische Krümmung eintritt, wenn die anodische Schädigung vornehmlich in der Wurzelspitze sitzt. Bei schwächerem Strom aber scheint meistens in beiden Fällen eine positive Krümmung aufzutreten. Die ebengenannte traumatropische Krümmung ist eine negative, aber wenn man berücksichtigt, dass diese ein sekundärer Vorgang an der Wurzel ist, welcher von der



Fig. 38. Positive Krümmung einer Keimwurzel von *Vicia Faba*; Beobachtung nach ca. 4 Stunden, Elektroden berührten eine 4 mm. lange Spitzenstrecke. (20 Volt, 0,5 Milliampère, Stromdauer 4 Min.).

Schädigung der Wurzelspitze hervorgerufen wird, so kann man wohl annehmen, dass die primäre Veränderung der durchströmten Wurzel eine positive Krümmung ist.

c. Rückblick auf die Frage vom Galvanotropismus

Die Frage des Galvanotropismus ist, wie oben erwähnt, mannigfach umstritten. Wir können unter den bisher angegebenen Krümmungsweisen der querdurchströmten Keimwurzeln 3 Arten unterscheiden, nämlich 1) eine positive Schädigungskrümmung (ELFVING, BRUNCHORST, GASSNER), 2) eine negative Reizkrümmung (MÜLLER-HETTLINGEN, BRUNCHORST, GASSNER) und 3) eine positive Reizkrümmung (EWART und BAYLISS, SCHELLENBERG). Über die Ursache dieser Krümmungen finden sich folgende Ansichten mitgeteilt 1) anodenseitige Verletzung als Ursache der positiven Krümmung, a) durch äussere Elektrolyte (BRUNCHORST) und b) durch innere Elektrolyte (ROTHERT, GASSNER), 2) typische Reizwirkung als Ursache der negativen Krümmung, a) aus unbekannten Ursachen (BRUNCHORST) und b) durch traumatropische Ursachen (GASSNER), 3) chemotropische Reizwirkung als Ursache der positive Krümmung (EWART und BAYLISS, BAYLISS, SCHELLENBERG) und 4) kataphoretische Wirkung des Gleichstromes als Ursache der positiven und negativen Krümmung (RISCHAWI).

Bei meinen Versuchsergebnissen ist in erster Linie auffällig, dass die untersuchten Materialien in allen Stadien der benutzten Stromstärke immer sich nach der Anode zu krümmen pflegten, wenn man von der traumatropischen negativen Krümmung bei einseitiger Verletzung der Wurzelspitze absieht. Fast stets war die eben merkliche Krümmung durch schwachen Strom eine positive, die sich erholen konnte und keine äusserliche Schädigung hinterliess. Diese könnte der von EWART u. A. angegebenen positiven Reizkrümmung entsprechen. Nach meiner Ansicht aber ist sie wahrscheinlich nichts anderes als das erste Stadium der Schädigungskrümmung, weil die erstere allmählich zur letzteren durch Zunahme der Stromstärke übergeht. So kann für alle positiven Krümmungen die anodenseitige Schädigung als Ursache angenommen werden. Die negative traumatropische Krümmung, welche durch die einseitige (anodische) Schädigung der Wurzelspitze verursacht wird, ist nicht ein primärer, sondern ein sekundärer Erfolg (vgl. 191–193).

Eine negative Krümmung durch sehr schwachen Strom (im BRUNCHORST'schen Sinne) war nur selten zu sehen und zwar bei Anwendung der ELFVING-BRUNCHORST'schen Methode. Diese war meist eine erholbare Erscheinung. Bei Anwendung eines Klinostaten, wie bei BRUN-

CHORST könnte vielleicht diese negative Krümmung noch häufiger beobachtet werden. Diese als eine traumatropische zu betrachten, wie GASSNER das tut, scheint mir nicht richtig, weil eine typische traumatropische Krümmung erst bei starkem Strom beobachtet wird. Es scheint mir deswegen wahrscheinlicher, jene als Reizkrümmung und zwar als einen Ausdruck der kathodische Reizwirkung des Gleichstromes, welche noch nicht durch anodisehe Schädigung verdeckt wird (vgl. Kapitel X Abschnitt 1), anzusehen.

2. GALVANOTAXIS UND GALVANOTROPISMUS DER FREI BEWEGLICHEN ORGANISMEN

Auf dem Gebiete der Tierphysiologie gibt es vielerlei Untersuchungen über Galvanotaxis und Galvanotropismus. Hier seien zunächst die wichtigsten unter den mir bisher bekannt gewordenen, äusserst zahlreichen Tatsachen zusammengestellt.

a) Galvanotaxis der unizellularen Organismen: Die Mehrzahl ist negativ galvanotaktisch (z. B. *Paramaecium*, *Amoeba*), wenige dagegen sind positiv (z. B. *Opalina*), es gibt auch transversal galvanotaktische (z. B. *Spirostomum*) (240–243, 156, 25, 197, 51, 250–252, 222–225). Diese Reaktionen der unizellularen Organismen scheinen aber von den Versuchsbedingungen (Aussenmedium, Stromstärke) abhängig zu sein (153, 250, 222, 224, 210).

b) Galvanotaxis oder Galvanotropismus der Wirbellosen: Diese wenden sich oder kriechen teils nach der Kathode (z. B. Wasserschnecken), teils nach der Anode (z. B. Copepoden) und teils nach keiner Richtung (z. B. Annelliden) (172–174, 28, 150, 45).

c) Galvanotropismus der niederen Wirbeltiere: Die Larven der Fische und Amphibien pflegen sich nach der Anode zu wenden (110, 111, 114, 28, 64, 65, 174).

NAGEL (174) suchte, die Tiere in 2 Gruppen einzuteilen: 1) niedere Wirbeltiere, an welchen der Strom auf das Zenralnervensystem einwirkt, und 2) Mollusken, Protisten und Würmer, an welchen der Strom direkt auf die Körperperipherie einwirkt. Nach LOEB (151) wirkt der Strom an *Amblyostoma* wie an Krebsen direkt auf die Muskel ein.

Im Pflanzenreiche wurden die galvanotaktischen Erscheinungen bisher nur wenig beobachtet, obwohl viel über den Galvanotropismus der Keimwurzel, wie w. o. erwähnt, verhandelt worden ist. M. W. sind sie nur an einigen Bakterien, Hefen, Flagellaten und Volvocaceen beobachtet worden. Viele Bakterien und Hefezellen wandern nach RUSS (210) und BERNSTEIN (15 P. 186) nach der Anode zu (vgl. auch COHN 47).

RUSS meint, dass die Ansammlung der Bakterien an der Elektrode nicht nur von den Bakterienarten, sondern auch von den Elektrolyten des Mediums abhängig ist. Die Flagellaten sind teils negativ, teils positiv galvanotaktisch, was aber nicht unabhängig von der Stromstärke ist (28, 250, 251). Nach CARLGREN (43) wandern die *Volvox*-Kolonien nach der Kathode; diese Erscheinung wird aber bei längerer Stromeinwirkung mehr und mehr undeutlich, bis schliesslich eine umgekehrte Reaktion d. h. eine positive Galvanotaxis mehr oder weniger deutlich auftritt. *Pandrina* ist nach PFEFFER (188) negativ galvanotaktisch.

Was nun das Wesen der eben erwähnten Reaktionen anbetrifft, so sind verschiedene Ansichten darüber ausgesprochen worden. Während nach Ansicht einiger die Galvanotaxis oder der Galvanotropismus durch polare Erregung verursacht wird (VERWORN 240–242, LUDLOFF 156, PÜTTER 197, WALLENGREN 250–252, HERMANN 110, EWALD 64–65, BLACIUS und SCHWEIZER 28), ist nach Ansicht anderer die Galvanotaxis eine rein physikalische oder kataphoretische Erscheinung (BIRKOFF 25, CARLGREN 42–45, PEARL 182, COEHN und BARRATT 46, MC CLENDON 164, BERNSTEIN, 15 HIRSCHFELD 119). Nach anderen Ansichten soll sie nichts anderes als eine Chemotaxis sein (LOEB und BUDGETT 153, DALE 51, vgl. auch BARRATT 10), oder durch eine Erregung infolge der Ca-Anreicherung verursacht worden sein (BANKROFT 8), oder auf einer Konzentrationsänderung der H-ionen beruhen (BETHE 16).

A. Eigene Beobachtungen

In einen Wasserbehälter auf einem Objektglas, welches beiderseits von zwei aneinander parallelen Tonleisten begrenzt ist, wurden die zu untersuchenden Organismen hinein gelegt. Die mit Brunnenwasser getränkten Pinsel der beiden OKER-BLOM'schen Elektroden berührten je eine Tonleiste, durch die der elektrische Strom geleitet wurde.

a. Spermatozoiden von *Funaria*

Da diese Spermatozoiden zu klein waren, konnte unter der benutzten Versuchsanordnung die Frage nicht entschieden werden, in welcher Stellung der Körperachse sie galvanotaktisch wandern.

Diese Spermatozoiden pflegen in Brunnenwasser sich zitternd zu bewegen. Leitet man einen ebenwirksamen Gleichstrom (5 Volt, Stromstärke ca. 0,02 Milliampère) in den Wasserbehälter, so wandern die meisten Individuen langsam unter Zittertanz nach der Kathode. Diese Wanderung hört aber bei Stromöffnung sofort auf. Verstärkt man die Stromstärke (10–20 Volt, 0,03–0,08 Milliampère), so wird die Wande-

rungsgeshwindigkeit immer grösser, während die zitternde Bewegung immer undeutlicher wird. Bei noch stärkerem Strom (30–50 Volt, 0,1–0,2 Milliampère) strömen die Spermatozoiden sehr schnell geradlinig nach der Kathode. Dabei sieht man, dass auch die im Wasserbehälter freischwimmenden leblosen Partikel ebenfalls meist nach der Kathode stömen. Bei Stromöffnung diese Strömungserscheinung wie auf Kommando sistiert.

Die Strömung bei sehr starkem elektrischem Strom kann wahrscheinlich, wenigstens grösstenteils, als eine elektrokinetische Erscheinung gedeutet werden (vgl. FREUNDLICH 76 P. 222). Aber die Wanderung bei schwächerem Strom muss wenigstens teilweise eine biologische Erscheinung sein, da ihre Wanderungsbahn nicht notwendig geradlinig ist. Also sind die *Funaria*-Spermatozoiden negativ galvanotaktisch.

b. Spermatozoiden von *Chara*

Die Spermatozoiden von *Chara* sind ebenfalls negativ galvanotaktisch. Bei schwachem oder mässig starkem Strom (10–20 volt, 0,03–0,1 Milliampère) schwimmen sie mit ihren nach der Kathode gerichteten Köpfchen nach der Kathode und sammeln sich an der kathodischen Tonleiste an. Wird die Stromrichtung nun umgekehrt, so wenden sie sich um und schwimmen nach der neuen Kathode. Diese negative Galvanotaxis wird aber bei Anwendung eines starken Stromes (30–40 Volt, 0,1–0,2 Milliampère) undeutlicher. Sie wandern teilweise, anscheinend passiv, nach der Kathode und auch die entkräfteten oder getöteten Spermatozoiden werden hierbei nach der Kathode hin angezogen, was offenbar auf eine Mitwirkung der Elektrokinese hindeutet.

c. Spermatozoiden von *Isoetes*

Die Spermatozoiden wurdern durch Reizung mit Leuchtgas ausgewachsenen Mikroprothallien hervorgetrieben (vgl. SHIBATA 221 P. 3). Wird in das die Spermatozoiden enthaltende Wasser ein ebenwirksamer Strom (8 Volt, 0,02–0,03 Milliampère) zuleitet, so schwimmen sie alle mit ihren nach vorwärts gerichteten Köpfchen nach der Anode. Diese anodisch galvanotaktische Erscheinung tritt bei mässig starkem Strom (10–15 Volt, 0,03–0,05 Milliampère) noch deutlicher in Erscheinung. Bei Umwendung der Stromrichtung wandern sie immer wieder nach der neuen Anode. Also sind sie positiv galvanotaktisch.

d. Schwärmsporen von *Saprolegnia*

Die noch im Sporangium enthaltenen Schwärmsporen sammeln sich bei Durchleitung eines konstanten Stromes (10–50 Volt, 0,03–0,2 Milliam-

père) stets an der Anodenseite des Sporangiums an, so dass die kathodische Seite desselben ganz leer wird (Fig. 39, a. b. c.). Merkwürdig ist aber die Tatsache, dass die vom Sporangium in's äussere Medium hervorgetretenen Schwärmsporen nach der Kathode hin schwimmen (Fig. 39, d.). Diese negativ galvanotaktische Bewegung tritt um so deutlicher auf, je grösser die angewendete Stromstärke ist (bis zu 50 Volt, 0,5 Milliampère). Bei Stromumkehr wenden die Schwärmer sich wie auf Kommando um und schwimmen nach der neuen Kathode.



Fig. 39. Richtende Wirkung des elektrischen Stromes auf die Schwärmsporen von *Saprolegnia*. + Anodenseite. — Kathodenseite. Erklärung im Text.

Die in's Wasser hinausgetretenen Schwärmsporen pflegen aber bekanntlich nach einer gewissen Zeit stillzustehen. Diese nicht mehr aktiv sich bewegenden Sporen zeigen aber keine solche galvanotaktische Bewegung mehr. M. a. W. ist die negative Galvanotaxis nur den frisch aus dem Sporangium herausgetretenen, lebhaft schwimmenden Sporen eigentümlich. Dagegen ist die richtende Wirkung auf die Sporen innerhalb des Sporangiums nicht notwendig auf lebhaft sich bewegende Sporen beschränkt, da auch unreife Sporen bei Stromeinwirkung nach der Anodenseite des Sporangiums hin gepresst werden. Ja es ist sogar dieselbe Erscheinung auch an gewöhnlichen Myzelienzellen bemerkbar, falls die Stromstärke gross genug ist; der plasmatische Inhalt derselben

wird ebenfalls nach der Anodenseite der Zellen hin gepresst. Diese nach der Anode gerichtete Bewegung des Zellinhaltes scheint nur eine passive Bewegung zu sein, weil zerrissene Plasmaklümpchen sich ganz gleichartig verhalten. Die im Sporangium zurückgelassenen lebhaft sich bewegenden Schwärmer scheinen aber bei Einwirkung eines schwächeren Stromes, anscheinend aktiv, nach der Anodenseite zu gehen, während der unbewegliche Inhalt der Sporangien oder der Myzelienzellen noch keine Spur von Bewegung zeigt.

Anhang 1. *Colpidium* und *Paramaecium*

Das *Colpidium* und *Paramaecium* sind die Ciliaten, deren galvanotaktischen Eigenschaften am häufigsten studiert worden sind. Die frei schwimmenden Individuen derselben sind stets negativ galvanotaktisch, wie das schon von vielen Autoren festgestellt auch durch meine Versuche wieder bestätigt worden ist. Von den beiden ist aber das *Colpidium* empfindlicher. Sie schwimmen schon bei Anwendung eines schwachen Stromes (5 Volt, 0,05–0,1 Milliampère) nach der Kathode und das um so deutlicher, je stärker der Strom ist (bis 50 Volt, 0,5 Milliampère). Während der Stromeinwirkung schwimmen sie sehr lebhaft nach der kathodischen Tonleiste und zeigen das Bestreben, noch weiter fortzuschwimmen. Wird der Strom plötzlich geöffnet, so wenden sie sich sofort nach der Anode um und schwimmen zunächst eine Strecke dahin, dann aber nach verschiedenen Richtungen auseinander. Die auf dem Objektglas kriechenden Tierchen verhalten sich etwas anders. Bei schwachem Strom (5–10 Volt, 0,05–0,1 Milliampère), wo alle die schwimmenden Tierchen, schon nach der Kathode eilen, verhalten sich die kriechenden noch ganz indifferent. Wird der Strom verstärkt, bis derselbe für die kriechenden eben wirksam wird (10 Volt, 0,1 Milliampère), so kriechen sie alle gleichartig transversal zur Stromlinie, immer ihre linke Seite nach der Anode zugewendet. Wenn die Stromstärke grösser wird (20–30) Volt, 0,2–0,3 Milliampère), so wird die Kriechbahn schräg nach der Kathode gewendet und bei noch stärkerem Strom (40–50 Volt, 0,4–0,5 Milliampère) stehen die Tierchen teils still, ihre Köpfchen nach der Kathode zugewendet, teils kriechen sie weiter nach der Kathode, teils schwimmen sie schnell dorthin. Bei Stromöffnung drehen die während der Stromdauer noch kriechenden Individuen sich zuckend regelmässig nach links um, bei grösserer Stromstärke häufig zwei oder dreimal mit grosser Schnelligkeit, dann bewegen sie sich nach beliebigen Richtungen auseinander. Bei kriechenden Paramaecien ist aber diese zuckungsartige Drehbewegung bei Stromöffnung undeutlich. Das eben beschriebene Betragen der

kriechenden Individuen ist sehr ähnlich demjenigen von *Stylonychia*, über das von PÜTTER (187) genau berichtet wurde, ausgenommen, dass die Richtung des Kriechens und der Umdrehung eine Entgegengesetzte ist.

Anhang 2. Larven der Kröte

Meine Versuchsresultate stimmten in wesentlichen Punkten mit den HERMANN'schen Versuchen an Froschlarven überein (110, 111). Die Krötenlarven nehmen bei Schliessung eines wirksamen Stromes eine sog. antidrome Körperstellung ein, wenden den Kopf nach der Anode zu und stehen während der Stromdauer still. Die Tierchen scheinen hierbei gelähmt zu sein, da sie zum grössten Teil auf dem Rücken liegen. Die umgekehrt oder homodrom gestellten Individuen sind unruhig. Die lebhaft schwimmenden Individuen stehen bei Stromschluss plötzlich still, indem ihre Körper nur im Momente des Stromschlusses zusammenzucken; eine derartige Zuckungsreaktion ist während der Stromdauer nicht zu beobachten. Bei Stromöffnung beginnen sie sofort umher zu schwimmen.

B. Diskussion

Dar Galvanotropismus der niederen Wirbeltiere ist wahrscheinlich von der Beeinflussung des Centralnervensystems durch den Strom bedingt, wie das ja auch die meisten Autoren annehmen. HERMANN (110, 111), BLASSIUS und SCHWEIZER (28) sind der Ansicht, dass die Frosch- und Fischlarven deshalb mit dem Kopf nach der Anode zugewendet stillstehen, weil der absteigende Strom lähmend auf das Centralnervensystem wirkt, während der aufsteigende erregend einwirkt, und dass der erstere therapeutisch als krampfstillendes Mittel verwendbar ist. EWART (64, 65) aber machte darauf aufmerksam, dass der absteigende krampfstillende Strom für dem Patienten gefährlich sein muss, weil der Strom die emfindlichste Stelle im Centralnervensystem schädigt. Wie oben erwähnt, wird die durchströmte Keimwurzel an der Anodenseite geschädigt. Nach ELFVING (57) wirkt der aufsteigende Strom schädlicher auf die Keimwurzel, als der absteigende, m. a. W. ist der elektrische Strom schädlicher, wenn die Anode an der Wurzelspitze oder dem „Gehirn der Wurzl" sitzt. Es bietet sich uns hier eine deutliche Analogie zwischen der Keimwurzel der Pflanzen und den Larven der Wirbeltiere.

Did Galvanotaxis der unizellularen Organismen, sowie die galvanotropische Körperstellung der Wirbeltierlarven wird wahrscheinlich durch dauernde Einwirkung des Stromes verursacht, wie das schon auch von einigen Autoren (7, 22, 125, 154) gesagt wurde. Als Reizwirkung

der Änderung der Stromdichte seien nur die plötzliche Umdrehung und zuckungsartige Reaktion der Organismen im Momente der Stromschliessung und -öffnung zu betrachten, welche an *Colpidium* und Krötelarven gesehen wurden (vgl. 7, 124–127).

LOEB und BUDGETT (153) betrachten die Galvanotaxis des *Paramaeciums* im Zusammenhang mit seiner positiven Chemotaxis gegen Säuren und negativen gegen Alkali und DAHLE (51) belegte diesen Parallerismus durch weitere Beispiele an anderen Infusorienarten. In dieser Beziehung ist es bemerkenswert, dass die *Isoetes*-Spermatozoiden, wie oben erwähnt, positiv galvanotaktisch sind. Nach SHIBATA (220, 221) wirken zwar viele organische Säuren auf diese anlockend, ebenso aber auch verschiedenen Lauge und alkalisch reagierende Lösungen, sodass er meint, dass jene Samenfäden nur von verschiedenen Anionen angelockt werden. Über den Zusammenhang zwischen Galvanotaxis und Chemotaxis im allgemeinen lässt sich aber noch nichts bestimmtes sagen, da einzelne Angaben nicht ganz übereinstimmen.

Bei Durchleitung eines starken Stromes lässt sich an der negativen Galvanotaxis der Spermatozoiden von *Funaria* und *Chara* die Kataphorese nicht verneinen, obwohl dieselbe bei schwächerem Strom als aktive Reizbewegung betrachtet werden muss, weil die Spermatozoiden dabei nicht ganz geradlinig nach der Kathode eilen und zwar bei *Chara* immer mit den nach vorwärts gerichteten Köpfchen. Ebenfalls als aktive Reizbewegung muss die positive Galvanotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden aufgefasst werden. Das entgegengesetzte Verhalten der *Saprolegnia*-Sporen innerhalb und auserhalb des Sporangiums ist schwer zu erklären. Die Schwimmrichtung der Infusorien ist von der Beschaffenheit des äusseren Mediums abhängig (51, 93). *Opalina* z. B. schwimmt in neutralen und sauren Lösungen zur Anode, in alkalischer Lösung aber zur Kathode. Nach GREELY (93) ist die Umkehr auch bei *Volvox* sehr deutlich. Es liegt also nahe anzunshmen, dass die Umkehr bei *Saprolegnia* durch die verschiedene Beschaffenheit des Mediums innerhalb und ausserhalb des Sporangiums verursacht wird (vgl. Kapitel XII Abschnitt 1). Aber es ist hier nicht auslässig, eine Umladung anzunehmen und dementsprechend die Galvanotaxis als eine Kataphoese zu betrachten. Innerhalb des Sporangiums und besonders bei stärkerem Strom scheint das letztere eher wahrscheinlich, da nicht nur die Schwärmsporen, sondern auch andere Partikel zusammen nach der Anode eilen. Dagegen eilen ausserhalb des Sporangiums nur die lebhaft schwimmenden nach der Kathode, während die stillstehenden sich indifferent verhalten, was die Annahme der Kataphorese unmöglich macht. Es ist

also die Galvanotaxis der frei ausserhalb des Sporangiums schwimmenden Schwärmsporen als aktive Reizbewegung zu betrachten. Dasselbe gilt anscheinend auch für die Schwärmsporen innerhalb des Sporangiums bei schwachem Strom, wo nur diese nach der Anode eilen. Dass die letzteren bei stärkerem Strom zusammen mit anderen Partikeln rasch nach der Anode hin gepresst werden, könnte als eine kataphoretische Erscheinung erklärt werden, indem das Medium innerhalb des Sporangiums durch Stromleitung verändert wird und so alle Partikel sowie Schwärmsporen eine genügend starke Ladung erhalten, aber es ist die Möglichkeit nicht ausser Acht zu lassen, dass diese Erscheinung durch etwa von der Kathode zur Anode durch das Sporangium fliessende Elektroendosmose verursacht wird. Genauere Untersuchungen über diesen Gegenstand hoffe ich später noch veröffentlichen zu können. (vgl. Kapitel XII).

XII. EINIGE ELEKTROKINETISCHE ERSCHEINUNGEN

1. LEITUNGSWIDERSTAND UND INNERE POLARISATION

Der Leitungswiderstand gegen den elektrischen Strom ist bei tierischen Geweben meist millionenmal grösser als bei Metallen (vgl. 139 P. 575, 86). Im allgemeinen besitzen aber die pflanzlichen Gewebe einen noch bedeutend grösseren Widerstand, der nicht nur durche die eigentümliche Beschaffenheit der Zellhaut, sondern auch durch die lebende semipermeable Plasmahaut bedingt ist. Nach HERMANN (107-109, 112) beruht der Leitungswiderstand von Muskel und Nerv zum Teil auf der inneren Polarisation, die durch Anwendung unpolarisierbarer Elektroden nicht zu vermeiden ist (vgl. auch BERNSTEIN 15). KUNKEL (138) beobachtete, dass das elektrische Leitungsvermögen lebendiger Pflanzenteile zuerst am grössten ist und dann allmählich abnimmt, was nach ihm wenigstens teilweise durch die innere Polarisation bedingt ist. Er konstatierte ferner, dass in verholzten Gewebeteilen sich eine starke innere Polarisation entwickelt. Es scheinen also nicht nur die Plasmahaut, sondern auch die Zellwand an der Entwickelung der inneren Polarisation teilzunehmen (vgl. 112). Ich möchte im folgenden eine diesbezügliche Beobachtung mitteilen.

Leitet man einen mässig starken konstanten Strom (z. B. 16 Volt, 0,015-0,02 Milliampère) durch ein Staubblätterhaar von *Tradescantia*, welches zwischen den Pinseln der unpolarisierbaren Elektroden überbrückt ist, so entsteht eine merkwürdige Verfärbung am Haar, welche mikroskopisch und zwar besser durch auffallendes Licht beobachtet werden kann. Die anodische Seite jeder violett gefärbten Haarzelle wird nämlich allmählich grünlich blau, während die kathodische noch

normal violett bleibt oder etwas rötlichviolett wird. Beim Stromwenden wird diese Farbenverteilung umgekehrt und zwar grünlichblau an der neuen Anode, rötlichviolett an der neuen Kathode. Öffnet man den Strom, so herrscht nun eine Mischfarbe überall in jeder Zelle, welche dabei fast normal violett sein kann, wenn der Strom nicht zu stark war. Dieselbe Verfärbung kommt auch bei Anwendung der Platinelektroden zustande. Die erwähnte Verfärbung kommt um so schneller und deutlicher hervor, je höher die Stromstärke ist. Braucht man aber einen zu starken Strom, so wird diese Erscheinung undeutlichter und treten Flüssigkeitströpfchen aus dem kathodischen Ende jeder Zelle heraus, sodass die Zellen verschrumpfen. Solche Verfärbung des Zellsaftes wird zweifellos durch Änderung der Reaktion des Zellsaftes verursacht, weil bekanntlich das Anthocyan gewöhnlich mit Säuren rot und mit Alkalien blau gefärbt wird (236). Leitet man nun mittels zwei Platinelektroden einen konstanten Strom in den violett gefärbten aus den Blumenkronen von *Tradescantia* erhaltenen Pressaft zu, so wird im Gegensatz zu dem Verfärbungsverhältnisse innerhalb der Zelle, die Farbe an der Anode tief rot und an der Kathode bläulichgrün. Wenn man einen Strom durch einen mit dem genannten Pressaft durchtränkten Baumwollenfaden leitet, so kommt die gleiche Verfärbung zustande, während bei Durchleitung eines Zellfadens von *Tradescantia* ein umgekehrtes Verfärbungsverhältnis in jeder Zelle auftritt.

Auch BETHE (16) beobachtete diese Verfärbung an Stengelzellen von *Tradescantia myrtifolia*, d. h. dass jede Zelle an der anodischen Seite grün (Alkalibildung) und an der kathodischen (weniger deutlich) rötlich wird. Mit Recht betonte er, dass eine Einwirkung elektrischer Elektrodenprodukte hier ausgeschlossen ist, weil erstens die Alkalibildung an der Anode stattfindet und zweitens die einander zugewandten Enden benachbarter Zellen entgegengesetzte Veränderung zeigen. Er will diese Verfärbung durch die von ihm und TOREPOFF beobachteten Tatsache erklären, dass bei Durchleitung eines elektrischen Stromes durch poröse Scheidewände an beiden Seite derselben entgegengesetzte Konzentrationsändrungen der enthaltenen Elektrolyten (Säuren, Basen, Salze) und im Falle der neutralen Reaktion anch eine Störung der Neutralität auftreten, und als Nachweis für diese Neutralitätsstörung an lebenden Objekt betrachten (vgl. auch ROUX 208, 209).

Da bei unserem Falle erstens jede Zelle, in welcher die erwähnte Veränderung einmal deutlich aufgetreten ist, nicht mehr plasmolysierbar ist, zweitens der Farbstoff in solch einer Zelle leicht in Wasser hinaus diffundiert und drittens der Zerfall der inneren Zellstruktur leicht unter

Dunkelfeldbeleuchtung nachweisbar ist, so muss die erwähnte Verfärbungserscheinung grösstenteils eine postmortale sein, obwohl das erste Stadium dieses Vorganges noch in der lebenden Zelle zustande kommen kann.

BETHE (16) meint, dass solche Verfärbung nicht mehr zu erzielen ist, wenn das Protoplasma koaguliert und der Farbstoff austritt, eine Angabe welcher ich nicht beipflichten kann. Es kann sich wohl anfangs das lebendige Protoplasma an der erwähnten ungleichmässigen Verteilung der Ionen, die Verfärbung verursacht, beteiligen, aber weil diese innerhalb der Zelle noch nach Zerfallen der Plasmahaut bestehen bleibt, so muss man annehmen, dass auch die Zellhaut daran beteiligt ist.

Wenn man nun ein Haar als eine Einheit betrachtet, so wird die Verfärbung in der intrapolar liegenden Zellenreihe zuerst in den nahe der Kathode liegenden Zellen sichtbar, und nach und nach geht dieselbe in die anodenseitigen Zellen über, gerade so wie bei der polaren Erregung (vgl. Kapitel X).

Ich untersuchte weiter die purpur gefärbten Epidermiszellen von *Rhoeo*, wo der Zellsaft sauer reagiert, während der von *Tradescantia* fast neutral ist. Überbrückt man ein ca. 4 mm. langes und 1 mm. breites Stück des Epidermisgewebes zwischen den beiden Pinseln der OKER-BLOM'schen Elektroden, und leitet man einen relativ starken konstanten Strom (18 Volt, ca. 0,25 Milliampère) durch dasselbe, so kommt eine der an dem *Tradescantia*-Haar beobachteten analoge Erscheinung zustande, und zwar verdichtet sich die rote Farbe an der Kathodenseite jeder Zelle, während die Anodenseite verblasst. Dass bei den Epidermiszellen von *Rhoeo* das kathodische Rötlichwerden vorwiegend bemerkbar wird, kommt wahrscheinlich daher, dass die Reaktion des Zellsaftes sauer ist.

Um die Schwankungen des elektrischen Leitungsvermögen des Gewebes während der Stromdauer zu beobachten, liess ich ein kleines Ampèremeter im Stromkreis neben dem Mikroskop liegen und beobachtete gleichzeitig die Bewegungen seiner Nadel und die Veränderungen des Gewebes unter dem Mikroskop vermittelst eines Zeichenokulars. Wird nun ein konstanter Strom (z. B. 18 Volt) durch das Epidermisgewebe geleitet, so sieht man, dass die Galvanometernadel zuerst ein wenig, dann immer stärker abgelenkt wird, bis bald eine maximale Ablenkung erreicht wird (z. B. 7 Skalenteile, d. h. 0.34 Milliampère), und dass dann die Ablenkung eine etwas geringere wird (z. B. 6 Skalenteile) und gerade in diesem Momente die oben erwähnten Färbungen an den Zellenden im Gewebe am deutlichsten sind. Wendet man jetzt den Strom, so zeigt die Galvanometernadel sofort maximale Ablenkung (z.

B. 8,5 Skalenteile), dann beginnt die Ablenkung sich wieder zu verkleinern, und zugleich wird die umgekehrte Färbung im Gewebe deutlich sichtbar. Diese Verkleinerung der Ablenkung ist wahrscheinlich durch den Polarisationsstrom, welcher sich zwischen den sich an beiden Zellseiten anhäufenden elektrolytischen Produkten entwickelt, verursacht worden. Die Tatsache, dass die Stromstärke im Momente des Stromumwendens häufig übermässig gross ist, ist zweifellos durch Mitwirkung jenes Polarisationsstromes bedingt. Bei einem Seiden- oder Baumwollenfaden, anstelle des Pflanzengewebes, aber pflegt solche eigentümliche Schwankung der Stromstärke auszubleiben. Wir erkennen hier also einen Hinweis auf die innere Polarisation und zwar seitens der Zellwand, da hier die Plasmahaut sicher schon zerstört worden ist.

2. ELEKTROKINETISCHE ERSCHEINUNGEN INNERHALB DER ZELLEN

Wir haben schon w. o. dargetan, dass der plasmatische Inhalt der Mycelienzellen von *Saprolegnia* bei Stromdurchleitung nach der Anode hin gepresst wird. Die gleiche Erscheinung kann auch in den Fadenzellen von *Spirogyra* beobachtet werden. Leitet man nämlich einen relativ starken Strom (8-20 Volt. 0,05-0,15 Milliampère) durch einen *Spirogyra*-faden, so sieht man, dass eine Pseudoplasmolyse an der Kathodenseite jeder Zelle entsteht und die Plasmamasse während der Stromdauer mehr und mehr nach der Anodenseite gedrückt wird. Bei Stromöffnung neigt die Plasmamasse dazu wieder zurückzuweichen. Diese Erscheinung ist wahrscheinlich grösstenteils eine postmortale, aber im ersten Stadium scheinen die durchströmten Zellen noch nicht tödlich geschädigt zu sein, weil sie noch ziemlich lange nach der Reizung wenigstens äusserlich, fast normal erscheinen. An der Epidermis von *Rhoeo* trat ebenso, bei Anwendung eines massig starken Stroms, häufig Plasmolyse in Erscheinung; diese war vorwiegend auf die Kathodenseite jeder Zelle lokalisiert und meist erholbar. Solche Plasmolyse entspricht vielleicht der sogen. Reizplasmolyse (vgl. PFEFFER 189, Bd. 2, P. 450), und ist vermutlich als erstes Stadium einer Schädigung zu betrachten.

Die gleiche Wanderung der Plasmamasse ist aber am schönsten in den Haarzellen von *Tradescantia* zu beobachten. Im Moment der Schliessung eines starken Stromes (40-50 Volt, 0,1 Milliampère) wird die Plasmaströmung plötzlich sistiert, dann beginnt eine Pseudoplasmolyse an der Kathodenseite jeder Zelle und endlich wird der ganze plasmatische Zellinhalt nach der Anodenseite hin gedrückt. Lässt man den plasmatischen Zellinhalt in's Wasser heraustreten, indem man einige Haarzellen zerdrückt, und leitet man einen konstanten Strom durch das

Wasser, so strömen die im Wasser frei schwebenden Plasmaklümpchen schnell nach der Kathode, während die Plasmamasse der in dasselbe Wasser gelegten Haarzellen nach der Anodenseite hin gedrückt wird (vgl. Kapitel XI, Abschnitt 2).

Wenn man ein *Tradescantia*-Haar frei in Luft, zwischen den beiden Elektrodenpinseln überbrückt, so sieht man, dass bei Anwendung eines starken Stromes (0,1 Milliampère) jede Zelle an der anodischen Seite zu schrumpfen beginnt, während Wassertropfen von der kathodischen Seite jeder Zelle heraustreten. Das Wasser strömt also innerhalb der Zelle von der Anode nach der Kathode. Wendet man jetzt den Strom, so schrumpft die neue Anodenseite und die neue Kathodenseite wird gewölbt. Unter Dunkelfeldbeleuchtung konstatiert man aber, dass der plasmatische Inhalt dabei nach der Anode hin gedrückt wird (Fig. 40) Es ist also diese Plasmawanderung innerhalb der Zelle nicht durch die Wasserströmung bedingt. (vgl. 121, 138 P. 580, 15 P. 157, 76 P. 223). Wahrscheinlich liegt die Ursache dieser Wanderung innerhalb der Zelle in der negativen Ladung des Plasmapartikels; dass aber der letztere im Wasser ausserhalb der Zelle nach der Kathode wandert, beruht wohl auf einer Umladung derselben im äusseren Medium, welches viel ärmer an Elektrolyten ist, als innerhalb der Zelle selbst, also eine kataphoretische Erscheinung.



Fig. 40. Eine Haarzelle von *Tradescantia*, durch welche eine Weile lang ein starker konstanter Strom (50 Volt) geleitet wurde. A. Anodenseite, K. Kathodenseite.

Nach HERMANN (115, 116) quillt der Inhalt aus den anodenseitigen Querschnitt des Nerven oder Muskels heraus, eine der Kataphorese in den Haarzellen analoge Erscheinung. Die „künstliche Rotation," welche VELTEN (238, 239) in den Haarzellen von *Cucurbita* bei Anwendung eines äusserst starken Stromes beobachtete, scheint vermutlich ebenso nichts anderes su sien, als eine anodische Wanderung des Zellinhaltes.

3. ELEKTROMOTORISCHE ERSCHEINUNG IN DEN PFLANZLICHEN ZELLGEBILDEN

Dass unter Umständen der elektrische Strom von gewissen Pflanzenteilen abgeleitet werden kann, ist schon lange bekannt (22 P. 441, 189 Bd. 2. P. 861). Die Existenz eines solchen ist nicht nur an verletzten (54, 55, 106, 231, 239), sondern auch an intakten Pflanzenteilen (39–42, 136, 137, 170, 171, 253, 254) festgestellt worden. Es pflegt eine Negativität in dem Teile, in dem Verletzung, Erregung oder Bewegungsreaktion stattfindet, zu herrschen. Auch ich stellte einige diesbezügliche

Versuche an, indem ich den Strom mittelst der Tonstiefelelektroden (216 P. 32) zu einem ziemlich empfindlichen Kapillarelektrometer ableitete. An Knollen von *Solanum tuberosum* (Kartoffel), *Ipomaea Batatas* (Batate), *Colocasia antiquorum*, an Früchten von *Solanum Melongena* (Eierpflanze), *Prunus sinensis* (Birne), *Malus communis* (Apfel), *Prunus Persica* (Pfirsich) und an Samen von *Vicia Faba* (Saubohne), *Phaseolus vulgaris* (Bohne), *Ricinus communis* liess sich ohne Ausnahme eine deutliche Negativität der verletzlen Stelle (Schnittfläche oder Einschnittstelle) nachweisen. Das war ferner meistens auch bei Stengeln oder Ranken von *Cissus japonica* und bei Markgewebe vou *Ricinus communis* der Fall. Aber bei abgeschnittenen Stengeln oder Blattstielen der Schösslinge von *Phaseolus vulgais* und *Ricinus communis* war die Negativität bald an der Querschnittfläche, bald an der unverletzten Oberfläche nachzuweisen und zwar häufiger war das erstere Fall.

Ein elektrischer Strom ist auch aus abgetötetem Pflanzengewebe ableitbar. Ich konnte nämlich einen solchen an ausgekochten Materialien der obengenannten Knollen, Früchten, Samen und Stengeln beobachten. Merkwürdigerweise läuft der Strom dabei von der Querschnittfläche nach der unverletzten Oberfläche im äusseren Stromkreis. Ein gleicher Strom, wenn auch viel schwächer, konnte auch bei in Alkohol oder Formalin konservierten Materialien konstatiert werden. Wurde ein Alkoholmaterial eine Weile im Wasser stehen gelassen und dann untersucht, so war der Strom weit deutlicher. Also ist die Richtung ableitbaren Stroms der abgetöteten umgekehrt zu dem der frischen Materialien.

Bekanntlich zeigt das gereizte Gelenk des *Mimosa*-Blattes stets eine deutliche Negativität gegenüber den nicht gereizten Gewebeteilen. Wird der Strom von zwei Punkten eines Blattstiels von *Mimosa* abgeleitet und reizt man distalwärts ausserhalb der Ableitungsstrecke stark mittels eines beliebigen Reizes, so kommt eine doppelte Schwankung der Quecksilberkuppe im Elektrometer zur Beobachtung. Daraus ist zu schliessen, dass zuerst die distale Elektrodenstelle und dann die andere negativ nacheinander wird. HÖRMANN (123) beobachtete denselben Vorgang bei *Nitella*-Zellen. Die Negativität an der reagierenden Gewebepartie ist ebenso bei *Cissus*-Ranken leicht konstatierbar.

Die Elektronegativität an den gereizten, aber nicht beweglichen Pflanzengeweben ist auch an verschiedenen Pflanzen nachweisbar. Zum Beispiel ist von zwei Punkten eines intakten Stengels von *Cissus* ein schwacher Strom, welchen im Stengel meist aufwärts gerichtet ist, abzuleiten, und reizt man nun den Stengel in der Nähe eines Ableitungspunktes mit einem Induktionsstrom, so wird diese Stelle stets deutlich

negativ gegenüber der anderen.

Einige Autoren (106, 136, 137, 199) meinen, dass das Vorkommen des elektrischen Stromes an pflanzlichen Gewebe durch eine Verletzung bedingt ist, während nach anderen (40, 97, 171) derselbe auch an ganz intakten Geweben vorhanden sein kann. Was die Ursache anbelangt, ist diese nach Ansicht der einen analog dem tierischer Gewebe (40, 106), aber nach Ansicht anderer soll die pflanzliche Elektrizität durch Wasserströmung oder Imbibitionserscheinung im Gewebe bedingt sein (15 P. 180, 136, 137). Dass man auch den durch Kochen oder Fixierung abgetöteten pflanzlichen Materialien einen Strom ableiten kann, mag dafür sprechen, dass die pflanzliche Elektrizität nicht notwendig an das lebende Protoplasma gebunden zu sein braucht (vgl. 136, 137, 178), obwohl die Rolle des letzteren an der Entstehung der Elektronegativität durch Reizung natürlich nicht zu fortzuleugnen ist (vgl. 14, 15).

XIII. ZUSAMMENFASSUNG

Die wichtigsten meiner Versuchsergebnisse seien hier kurz zusammengefasst:

1. Die Protoplasmaströmung wird durch elektrische Reizung verzögert oder zum Stillstande gebracht (Internodialzellen der *Chara foetida*, Staubblätterhaarzellen der *Tradescantia virginica*). An Schliesszellen der Stomata (*Tradescantia virginica*, *Rhoeo discolor*), Markgewebe (*Tradescantia virginica*, *Ricinis communis*) und Keimwurzel (*Phaseolus vurgaris*) kann ebenso eine Verkürzung der Zellen durch elektrische Reizung nachgewiessen werden, wie es am *Mimosa*-Gelenk u. a. der Fall ist. Diese Formänderung der pflanzlichen Zelle sowie jene Verzögerungs- oder Stillstandsreaktion des strömenden Plasmas ist als Kontraktionserscheinung aufzufassen.

2. Der zeitliche Verlauf der Reaktion der pflanzlichen Zellen (*Chara foetida*, *Tradescantia virginica*) und Zellgebilden (*Mimosa*-Gelenk, *Mazus*-Narbe, *Cissus*- und *Cucurbita*-Ranke, Markgewebe von *Ricinus* und *Tradescantia*) ist sehr träg, aber ähnlich demjenigen von tierischen Zellen. Je grösser die Stromstärke, desto kürzer ist das Latenzstadium und der aufsteigende Reaktionsschenkel, dagegen desto länger der absteigende. Es kann manchmal nach Abklingen der eigentlichen Reaktion weiter ein oscillierender Verlauf der Reaktion in geringerem Grade auftreten (*Mimosa*-Gelenk, *Cucurbita*-Ranke).

3. Bezüglich der Reizschwelle liegt diese für Öffnungs- tiefer, als für Schliessungsinduktionsschlag (*Chara foetida*, *Tradescantia virginica*, *Mimosa*-Gelenk, *Mazus*-Narbe). Mit dem Froschschenkel verglichen,

war für die *Chara*-zelle der Schwellenwert des konstanten Stromes kleiner, dagegen derjenige des Öffnungsinduktionsschlages grösser, entsprechend der mehr trägen Reaktionsgeschwindigkeit bei der *Chara*-Zelle.

4. Um eine Erregung zu erreichen, ist eine bestimmte Dauer des Reizstromes nötig und zwar scheint diese umso kleiner zu sein, je stärker die Stromstärke ist (*Chara foetida*, *Tradescantia virginica*, *Cissus*-Ranke, *Mazus*-Narbe, *Mimosa*-Gelenk).

5. Die Schliessung oder Öffnung sowie relativ rasche Verstärkung oder Verminderung des konstanten Stromes wirkt an pflanzlichen Zellen (*Chara*, *Tradescantia*) und Zellgebilden (*Cissus*- und *Cucurbita*-Ranke, *Mazus*-Narbe, *Mimosa*-Gelenk) erregend, wie an tierischen. Das „Ein- und Ausschleichen" bleibt bei schwächerem Strom reaktionslos, aber bei stärkerm Strom gelingt es nur schwer.

6. An pflanzlichen Zellen (*Chara*, *Tradescantia*) und Zellgebilden (*Mazus*-Narbe, *Cissus*-Ranke, *Mimosa*-Gelenk) ist ebenfalls die Summation unterschwelliger Reize zu beobachten, und zwar schon bei relativ grossem Reizintervall, und sie geschieht desto leichter, je kürzer der Reizintervall und je stärker der Strom ist.

7. Eine „tetanus"-artige Reaktion kann durch Wiederholung wirksamer Einzelreize an *Chara*- und *Tradescantia*-Zellen, wahrscheinlich auch an *Cissus*- und *Cucurbita*-Ranken auftreten, aber nicht an *Mazus*-Narbe und *Mimosa*-Gelenk. Dementsprechend ist für diese beiden letzteren das Alles-oder-Nichtsgesetz auch bei Einwirkung eines Einzelreizes giltig, was aber für die anderen nicht der Fall ist.

8. Die Erregungsleitung geschieht wahrscheinlich durch das Protoplasma auch an pflanzlichen Zellen und Zellgebilden.

9. Wenn die Schwellenwerte nacheinander bei *Chara*-Zelle (Stillstandsreaktion), *Mazus*-Narbe und *Mimosa*-Gelenk in einem bestimmten Intervall und zwar jedesmal nach Erholung der durch vorangehenden Schwellenreiz verursachten Reaktion, so findet man, dass jene anfänglich tiefer und dann höher werden d. h. die Erregbarkeit bei solcher langsamen rhythmischen Reizung zunächst erhöht, dann aber herabgesetzt wird. Bei rhythmischer Reizung mit überschwelligen Einzelreizen wird an der *Chara*-Zelle das sogen. Treppenphänomen sichtbar und dann kommen Ermüdungserscheinungen zustande, gerade wie bei Muskeln; an der *Mazus*-Narbe und dem *Mimosa*-Gelenk aber konnte die Treppe nicht konstatiert werden, obwohl die Ermüdung deutlich hervortrat.

10. Durch Narkotika (Äther, Chloroformdampf) wird die Erregbarkeit für elektrischen Reizung herabgesetzt (*Chara*, *Tradescantia*, *Mazus*-Narbe, *Mimosa*-Gelenk). Eine Zunahme des Wassergehaltes

erniedrigt die Erregbarkeit, welche aber durch nicht zu starke Wasserentziehung erhöht wird (*Mimosa*-Gelenk).

11. An der *Chara*-Zelle wurde festgestellt, dass bei Stromschliessung eine Erregung als Verzögerung oder Stillstand der Protoplasmaströmung an der Kathodenseite der Zelle, dagegen bei Stromöffnung dieselbe an der Anodenseite zustande kommt, gerade wie bei der polaren Erregung der Nerven und Muskeln, während bei der *Tradescantia*-Haarzelle diese Formel ganz umgekehrt auftritt. Jene Kathodeschliessungs- und Anodeöffnungsreaktion konnte ebenfalls an *Mimosa*-Gelenk, *Mazus*-Narbe, *Cissus*-und *Cucurbita*-Ranke bestätigt werden. An diesen tritt ausserdem die Anodeschliessungsreaktion bei sehr starken Strom in Erscheinung. Diese letztere muss aber als eine Schädigungserscheinung an der Anode betrachtet werden.

Elektrotonische Erscheinungen sind auch an pflanzlichen Zellen und Zellgebilden nachweisbar.

12. Es wurde der Galvanotropismus der Keimwurzeln von *Raphanus sativus*, *Pisum sativum* und *Phaseolus vulgaris* untersucht. Diese Pflanzen pflegen fast immer sich nach der Anode zu krümmen, was durch anodische Schädigung verursacht wird. Die negative traumatropische Krümmung durch anodenseitige Schädigung der Wurzelspitze ist ein sekundärer Vorgang. Dagegen kann die negative Krümmung bei sehr schwachem Strom, welche selten vorkommt, durch kathodische Reizwirkung verursacht aufgefasst werden.

13. Es wurden weiter die negative Galvanotaxis bei *Funaria*- und *Chara*- und eine positive bei *Isoetes*-Spermatozoiden konstatiert, während bei *Saprolegnia*-Schwärmsporen die negative ausserhalb des Sporangiums, dagegen die positive innerhalb desselben gefunden wurden. Diese sind alle aktive Reizbewegungen, wenigstens ist das bei schwächerem Strom der Fall. Wie aber diese Reaktion seitens der Zelle zustande kommt, lässt sich vorläufig nicht sicher sagen.

14. Die innere Polarisation bei Stromdurchleitung kommt auch an pflanzlichen Zellen zustande. Dass sie hier nicht nur von der Plasmahaut, sondern auch von der Zellhaut bedingt wird, wurde an der eigentümlichen Verfärbung der *Tradescantia* und *Rhoeo*-Zellen gezeigt.

15. Die verletzte Stelle verhält sich elektronegativ gegen die intakte, wie bei tierischen Geweben. Auch aus ganz intaktem Gewebe kann ein Ruhestrom abgeleitet werden. Der gereizte Teil ist ebenso auch elektronegativ, wie es leicht z. B. an *Mimosa*-Gelenk, *Cissus*-Ranke oder -Stengel zu konstatieren ist. Ein doppelsinniger Strom als Zeichen der Reizleitung konnte z. B. an *Mimosa*-Blattstiel beobachtet werden.

Die vorliegende Untersuchung wurde in 1914-1918 im physiologischen Institut zu Fukuoka ausgeführt, als ich noch als Assistent am Institute fungierte. Die Veröffentlichung der Resultate wurde aber aus äusseren Gründen, teilweise durch meine ausländische Studienreise verspätet. Es sei mir hier erlaubt, Herrn Professor MAKOTO ISHIHARA, dem ersten Vorstand des Institutes meinen herzlichsten Dank für seine Anregung und stetige Leitung zu dieser Arbeit auszusprechen. Gestattet sei mir ferner, Herren Prof. MANABU MIYOSHI (Tokyo), Prof. KENJIRO FUJII (Tokyo) und Prof. SHINICHI HIBINO (Sendai) bestens für ihre gütige Unterstützung oder Überlassung der Versuchsmaterialien zu danken.

LITERATURVERZEICHNIS

1) ACHELIS, W., Uber tripolare Nervenreizung und über die Entartungsreaktion bei ermüdeten Nerv-muskelpräparaten. PFLÜGER's Archiv Bd. 106, P. 329, 1905.

2) ADRIAN, E. D., On the conduction of subnormal disturbance in normal nerve. Journ. of Physiol. Vol. 45, P. 389, 1912-3.

3) ———, WEDENSKY inhibition in relation to the 'all-or-none' Principle in nerve. Journ. of Physiol. Vol. 46, P. 384, 1913.

4) ———, The all-or-none principle in nerve. Journ. of Physiol. Vol. 47, P. 460, 1913-4.

5) ALBRECHT, J., A. MEYER und L. GIUFFRÈ, Untersuchungen über die Erregbarkeit der Nerven und Muskeln bei Längs- und Querdurchströmung, PFLÜGER's Archiv Bd. 21, P. 462, 1880.

6) BACH, H. Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, P. 57, 1907.

7) BANCROFT, F. W., Über die Gültigkeit des PFLÜGER'schen Gesetzes für die galvanotropische Reaktion von *Paramaecium*. PFLÜGER's Archiv Bd. 105, P. 533, 1905.

8) ———, On the influence of the relative concentration of calcium ions on reversal of the polar effects of the galvanic current in *Paramaecium*. Journ. of Physiol. Vol. 34, P. 444, 1906.

9) BARANETZKY, J., Über die Ursachen, welche die Richtung der Aste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora Bd. 89, Ergänzb., P. 138, 1901.

10) BARRATT, J. O. W., Die Reaktion des Protoplasmas in ihrem Verhältnis zur Chemotaxis. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4, P. 87, 1904.

11) BAYRISS, J. S., On the galvanotropism of roots. Ann. of Bot. Vol. 21, P. 387, 1907.

12) BECQUEREL, M., Influence de l'électricité sur la circulation du *Chara*. Compt. rend. Vol. 5, P. 784, 1837.

13) BERNSTEIN, J., Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme. PFLÜGER's Archiv Bd. 92, P. 521, 1902.

14) ———, Die Thermoströme des Muskels und die „Membrantheorie" der bioelektrischen Ströme. PFLÜGER's Archiv Bd. 131, P. 589, 1910.

15) ———, Elektrobiologie. Braunschweig 1912.

16) BETHE, A., Kapillarchemische (kapillarelektrische) Vorgänge als Grundlage einer allgemeinen Erregungstheorie. PFLÜGER's Archiv Bd. 163, P. 147, 1916.

17) BIEDERMANN, W., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. IV. Über die durch chemische Veränderung der Muskelsubstanz bewirkten Veränderungen der polaren Erregung durch den elektrischen Strom, Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 80, Abt. 3, P. 367, 1879.

18) ———, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. VII. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 83, Abt. 3, P. 289, 1881.

19) BIEDERMANN, W., Zur Physiologie der glatten Muskeln. PFLÜGER's Archiv Bd. 45, P. 369, 1889.

20) ———, Zur Physiologie der glatten Muskeln. PFLÜGER's Archiv Bd. 46, P. 398, 1890.

21) ———, Über Zellströme. PFLÜGER's Archiv Bd. 54, P. 209, 1893.

22) ———, Elektrophysiologie. Jena 1895.

23) ———, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. III. Uber die polaren Wirkungen des elektrischen Stromes im entnervten Muskel. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 79, P. 289, 1879.

24) ———, Elektrophysiologie. Ergebn. d. Physiol. Bd. 1, Abt. 1, P. 120, 1912.

25) BIRUKOFF, B., Untersuchungen über Galvanotaxis. PFLÜGER's Archiv Bd. 77, P. 555, 1899.

26) BLAAUW, A. H., Die Perception des Lichtes. (Ref. JUST's bot. Jahresb. Bd. 371, P. 614, 1909).

27) BLACKMANN, V. H. and S. G. PAINE, Studies in the permeability of the purvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Bot. Vol. 32, P. 69, 1918.

28) BLASIUS, E. und F. SCHWEIZER, Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. PFLÜGER's Archiv Bd. 53, P. 493. 1893.

29) BOSE J. C., Response in living and non-living. London 1902.

30) ———, Plant response as a means of physiological investigation. London 1906.

31) ———, Comparative electro-physiology. London 1907,

32) ———, Researches on irritability of plant. London 1913.

33) BREYER, H., Uber die Einwirkung verschiedener einatomiger Alkohole auf das Flimmerepithel und die motorische Nervenfaser. PFLÜGER's Archiv Bd. 99. P. 481, 1903.

34) BROWN W. H. and L. W. SHARP, The closing response in *Dionaea*. Bot. Gaz. Vol. 49, P. 290, 1910.

35) BRÜCKE, E., Das Verhalten der sogenannten Protoplasmaströme in den Brennhaaren von *Urtica urens* gegen die Schläge des Magnetelektromotors. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 46, Abt. 2, P. 1, 1862.

36) BRUNCHORST, J., Über die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. II. Galvanotropismus. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 2, P. 204, 1884.

37) ———, Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus. Bot. Zentralbl. Bd. 23, P. 192, 1885.

38) BRUNN, J., Untersuchungen über Stossreizbarkeit. COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 9, P. 307, 1909.

39) BURDON-SANDERSON, J., On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf of *Dionaea muscipula*. Proc. of t. Roy. Soc. of London. Vol. 25, P. 411, 1876-7.

40) BURDON-SANDERSON, J., Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt. Biol. Zentralbl. Bd. 2, P. 481, 1882.

41) ———, On the elektromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited states. Physiol. Transact. of t. Roy. Soc. of London. Vol. 173, part 1, P. 1, 1882.

42) ———, On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in excited and unexcited states. II. Physiol. Transact. of t. Roy. Soc. of London. Vol. 179, P. 417, 1888.

43) CARLGREN, O., Über die Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1900, P. 49.

44) ———, Über die Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen. II. Versuche an verschiedenen Entwickelungsstadien einiger Vertebraten. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1900, P. 465.

45) ———, Der Galvanotropismus und die innere Kataphorese. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, P. 123, 1905.

46) COEHN, A. und W. BARRATT, Über Galvanotaxis vom Standpunkte der physikalischen Chemie. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, P. 1, 1905.

47) COHN, F. und B. MENDELSOHN, Über Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Vermehrung von Bakterien. COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 3, P. 141, 1883.

48) CORRENS, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora Bd. 75, P. 87, 1892.

49) ———, Zur Physiologie der Ranken. Bot. Zeit. Bd. 54, P. 1, 1896.

50) CZAPEK, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32, P. 175, 1898.

51) DALE, H. H., Galvanotaxis and Chemotaxis of ciliate infusoria. I. Journ. of Physiol. Vol. 26, P. 291, 1900-1.

52) DETMER. W., Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. 4-Aufl. Jena 1909.

53) DONDERS, F. C., Die Wirkung des konstanten Stromes auf den Nervus Vagus. PFLÜGER's Archiv Bd. 5, P. 1, 1872.

54) DUBOIS, R., Sur la bioélectrogénèse chez les végétaux. (Ref. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 13, P. 699, 1900).

55) ———, Sur les Phénomènes électriques produits par l'activité des Zymases. (Ref. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 14, P. 32, 1901).

56) ECKERSON, S., Thermotropism of root. Bot. Gaz. Vol. 58, P. 254, 1914.

57) ELFVING, F., Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Bot. Zeit. Bd. 40, P. 257, 1882.

58) ENDLER, J., Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. I. Über die Beeinflussung der Farbstoffaufnahme in die lebenden Zellen durch Salze. Biochem. Zeitschr. Bd. 42, P. 440, 1912.

59) ———, Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. II. Über eine

Methode zur Bestimmung des Durchtrittes von Farbstoffen durch OH- und H-Ionen. Biochem. Zeitschr. Bd. 45, P. 359, 1912.

60) ENGELMANN, TH. W., Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. PFLÜGER's Archiv Bd. 2, P. 307, 1867.

61) ———, Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. PFLÜGER's Archiv Bd. 3, P. 247, 1870.

62) ———, Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. HERMANN's Handb. d. Physiol. Bd. 1, P. 341, 1879.

63) EWALD, J. R., Ändert sich das Volumen eines Muskels bei der Kontraktion. PFLÜGER's Archiv Bd. 41, P. 215, 1887.

64) ———, Über die Wirkung des galvanischen Stromes bei Längsdurchströmung ganzer Wirbeltiere I. PFLÜGER's Archiv Bd. 56, P. 354, 1894.

65) ———, Über die Wirkung des galvanischen Stromes bei der Längsdurchströmung ganzer Wirbeltiere. II. PFLÜGER's Archiv Bd. 59, P. 153, 1895.

66) EWART, A. J. and J. S. BAYLISS, On the nature of the galvanotropic irritability of roots. Proceed. of t. Roy. Soc. of London. B., Vol. 77, P. 63, 1906.

67) FIGDOR, W., Heliotropische Reizleitung bei *Begonia*-Blättern. Ann. de Jard. bot. de Buitenzorg. Ser. 2, Suppl. 3, P. 453, 1910.

68) FITTING, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 20, P. 373, 1902.

69) ———, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38, P. 545, 1903.

70) ———, Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken, nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei *Mimosa*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39, P. 424 1904.

71) ———, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I. Die geotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, P. 221, 1905.

72) ———, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. II. Weitere Erfolge mit der intermittierenden Reizung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, P. 331, 1905.

73) ———, Die Leitung tropischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44, P. 177, 1907.

74) ———, Das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol. Bd. 5, P. 684, 1905.

75) ———, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56, P. 1, 1915.

76) FREUNDLICH, H., Kapillarchemie. Leipzig 1909.

77) FRÖHLICH, F. W., Die Ermüdung des markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, P. 468, 1904.

78) ———, Über die scheinbare Steigerung der Leitungsfähigkeit des quergestreiften Muskels im Beginn der Ermüdung („Muskeltreppe"), der Kohlensäurewirkung

und der Wirkung anderer Narkotika (Äther, Alkohol). Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, P. 288, 1905.

79) FRÖHLICH, F. W., Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 9, P. 1. 1909.

80) FRÖSCHEL, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 117, Abt. 1, P. 235, 1908.

81) ———, Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. II. Sitzb, d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 118, Abt. 1, P. 1247, 1909.

82) ———, Über allgemeine, im Tier- und Pflanzenreiche geltende Gesetze der Physiologie. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 11, Sammelref. P. 45, 1910.

83) FUNKE, O., Über den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Muskeltätigkeit. PFLÜGER's Archiv. Bd. 8, P. 213, 1874.

84) FÜRST, M., Zur Physiologie der glatten Muskeln. PFLÜGER's Archiv Bd. 46, P. 367, 1890.

85) GAIDUKOV, N., Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Jena 1910.

86) GALEOTTI, G., Über die elektrische Leitfähigkeit der tierischen Gewebe. Zeitschr, f. Biol. Bd. 43, P. 289, 1902.

87) GARDINER, W., On the power of contractility exhibited by the protoplasm of certain plant-cells (Preliminary Communication). Proceed. of t. Roy. Soc. of London. Vol. 43, P. 177, 1888.

88) ———, On the power of contractility exhibited by the protoplasm of certain plant-cells. Ann. of Bot. Vol. 1, P. 362, 1888.

89) GASSNER, G., Der Galvanotropismus der Wurzeln. Bot. Zeit. Bd. 64, P. 149, 1906.

90) ———, Zur Frage der Elektrokultur. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 25, P. 26, 1907.

91) GOLUBEW, A., Über die Erscheinungen, welche elektrische Schläge an den sogenannten farblosen Formbestandteilen des Blutes hervorbringen. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 57, Abt. 2, P. 555, 1868.

92) GOTCH, F., The submaximal electrical response of nerve to a single stimulus. Journ. of Physiol. Vol. 28, P. 394, 1902.

93) GREELEY, Experimente über die physikalische Struktur des Protoplasmas von *Paramaecium* und seine Beziehung zu den Reaktionen des Organismus auf thermische, chemische und elektrische Reize. Biolog. Bull. Vol. 7, P. 3, 1904.

94) GRÜTZNER, P., Beiträge zur allgemeinen Nervenphysiologie. Über das Wesen der elektrischen Öffnungserregung. PFLÜGER's Archiv Bd. 32, P. 357, 1883.

95) GUTTENBERG, H. R. v., Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50, P. 289, 1911.

96) ———, Über akropetale heliotropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52, P. 333, 1913.

97) HAAKE, O., Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen. Flo 1892.

98) HABERLANDT, G., Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. Ann. d. Jard. bot. d. Buitenzorg. Suppl. 2, P. 33, 1898

99) ———, Über Reizleitung im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. Bd. 21, P. 369, 1901.

100) ———, Sinnesorgane im Pflanzenreiche. Leipzig 1906.

101) ———, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.

102) HAUPTFLEISCH, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 24, P. 173, 1892.

103) HECKEL, E., Du mouvement dans les stigmates bilobiés des Scrophularinées, des Bignoniacées et des Sésamées. Compt. rend. Vol. 79, P. 702, 1874.

104) HERBST, C., Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Veränderungen in der tierischen Ontogenese. I. Biol. Zentralbl. Bd. 14, P. 657, 1894.

105) HERING, E., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. II. Sitzb. d. K. Akad, d. Wiss. z. Wien. Bd. 79, Abt. 3, P. 337, 1879.

106) HERMANN, L., Über Ströme an Pflanzen. PFLÜGER's Archiv Bd. 4, P. 155, 1871.

107) ———, Über eine Wirkung galvanischer Ströme auf Muskeln und Nerven. PFLÜGER's Archiv Bd. 5, P. 223, 1872.

108) ———, Handbuch der Physiologie. Leipzig 1879.

109) ———, Über sogenannte secundärelektromotorische Erscheinungen an Muskeln und Nerven. PFLÜGER's Archiv Bd. 33, P. 103, 1884.

110) ———, Eine Wirkung galvanischer Ströme auf Organismen. PFLÜGER's Archiv Bd. 37, P. 457, 1885.

111) ———, Weitere Untersuchungen über das Verhalten des Froschlarven im galvanischen Strome. PFLÜGER's Archiv Bd. 39, P. 414, 1886.

112) ———, Untersuchungen über die Polarisation der Muskeln und Nerven. PFLÜGER's Archiv Bd. 42, P. 1, 1888.

113) ———, Kleine Beiträge zur Kenntnis der polaren Erregung und des galvanischen Wogens am Muskel. PFLÜGER's Archiv Bd. 45, P. 593, 1889.

114) ——— und F. MATTHIAS, Der Galvanotropismus der Larven von *Rana temporaria* und der Fische. PFLÜGER's Archiv Bd. 57, P. 391, 1894.

115 ———, Eine physikalische Erscheinung am Nerven. PFLÜGER's Archiv Bd. 67, P. 240, 1897.

116) ———, Weiteres über die Wirkung starker Ströme auf den Querschnitt der Nerven und Muskeln. PFLÜGER's Archiv Bd. 70, P. 513, 1898.

117) ———, Versuche über die Wirkung von Entladungsschlägen auf Blut und auf halbdurchlässige Membranen. PFLÜGER's Archiv Bd. 91, P. 164, 1902.

118) HILBURG, C., Über Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Unters. a. d. bot. Inst. z. Tübingen, Bd. 1, P. 23, 1881-5.

119) Hirschfeld, L., Ein Versuch einige Lebenserscheinungen der Amöben physikalisch-chemisch zu erklären. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 9, P. 529, 1909.

120) Hitzig, E., Über quere Durchströmung des Froschnerven. Pflüger's Archiv Bd. 7, P. 263, 1873.

121) Höber, R., Resorption und Kataphorese. Pflüger's Archiv Bd. 101, P. 607, 1904.

122) ———, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 2-Aufl. Leipzig 1906.

123) Hörmann, G., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena 1898.

124) Jennings, H. S., Studies on reaction to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical, osmotic and mecanical stimuli in the ciliate infusoria. Journ. of Physiol. Vol. 21, P. 258, 1897.

125) ———, Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. II. The mechanism of the motor reaction of *Paramaecium*. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 2, P. 311, 1899.

126) ———, Studies on reaction to stimuli in unicellular organisms. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. Amer Journ of Physiol. Vol. 3, P. 229, 1900.

127) ———, Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. IX. On the behavior of fixed infusoria with reference to the modificability by protozoan reactions. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 8, P. 23, 1903.

128) Jürgensen, Über die in den Zellen der *Vallisneria spiralis* stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien d. physiol. Inst. z. Breslau. Bd. 1, P. 87, 1861.

129) Klein, B., Zur Frage über die elektrischen Ströme in Pflanzen. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 16, P. 335, 1898.

130) Klemm, P., Desorganisationserscheinungen bei Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28, P. 627, 1895.

131) Knight, R. C. and J. H. Priestley, The respiration of plants under various electrical conditions. Ann. of Bot. 28, P. 135, 1914.

132) Kôketsu, R., Über den Einfluss der elektrischen Reizung auf die Permeabilität der Pflanzenzellen. Bot. Mag. (Tokyo) Vol. 30, P. 264, 1916.

133) Koltonski, A, Über den Einfluss der elektrischen Ströme auf die Kohlensäureassimilation der Wasserpflanzen. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 23, Abt. 1, P. 204, 1908.

134) Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge. von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39, P. 273, 1904.

135) Kries, J. v. und H. Sewall, Über die Summierung untermaximaler Reize in Muskeln und Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1881, P. 66.

136) Kunkel, A. J., Elektrische Untersuchungen an pflanzlichen und tierischen Gebilden Pflüger's Archiv Bd. 25, P. 342, 1881.

137) ———, Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzenteilen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2, P. 1, 1882.

138) KUNKEL, A. J., Über einige Eigentümlichkeiten des elektrischen Leitungsvermögens lebender Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2, P. 333, 1882.

139) LANDOIS-ROSEMANN, Lehrbuch der Physiologie. 13-Aufl. Berlin u. Wien 1913.

140) LANDENDORFF, O. und R. OLDAG, Untersuchungen über das Verhalten der die Atmung beeinflussenden Vagusfasern gegen Kettenströme. PFLÜGER's Archiv Bd. 59, P. 201, 1894.

141) LEE, F. S., The cause of the "Treppe." Amer. Journ. of Physiol. Vol. 18, P. 267, 1907.

142) LEICHER, D., Über ben Einfluss des Durchströmungswinkels auf die elektrische Reizung der Muskelfaser. (Ref. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 2, P. 147, 1889).

143) LEPESCHKIN, W. W., Über die osmotischen Eigenschaften und den Turgordruck der Blattgelenkzellen der Leguminosen. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 26a, P. 231, 1908.

144) ———, Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 26a, P. 724, 1908.

145) ———, Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 34, Abt. 1, P. 308, 1909.

146) LILLIE, R. S., The relation of stimulation and contraction in irritable tissues to change in the permeability of the limiting membran. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 28, P. 197, 1911.

147) ———, The condition determinating the rate of entrance of water inter fertilised and unfertilized *Arbacia* eggs, and the general relation of changes permeability to activation. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 43, P. 43, 1917.

148) LINSBAUER, K., Über Reizleitungsgeschwindigkeit und Latenzzeit bei *Mimosa pudica*. (Ref. JUST's bot. Jahresb. Bd. 36, Abt. 1, P. 734, 1908).

149) LOCKE, F. S. und Z. SZYMANOWSKY, Zur Kenntnis des „polaren Versagens" der elektrischen Muskelerregung. PFLÜGER's Archiv Bd. 79, P. 99, 1900.

150) LOEB, J. und S. S. MAXWELL, Zur Theorie des Galvanotropismus. PFLÜGER's Archiv Bd. 63, P. 121, 1896.

151) ——— und W. S. GERRY, Zur Theorie des Galvanotropismus. II. Versuche an Wirbeltieren. PFLÜGER's Archiv Bd. 65, P. 41, 1897.

152) ———, Zur Theorie des Galvanotropismus. III. Über die polare Erregung der Hautdrüsen von *Amblyostoma* durch den konstanten Strom. PFLÜGER's Archiv Bd. 65, P. 308, 1897.

153) ——— und S. P. BUDGETT, Zur Theorie des Galvanotropismus. IV. Über die Ausscheidung elektropositiver Ionen an der äusseren Anodenfläche protoplasmatischer Gebilde als Ursache der Abweichungen von PFLÜGER'schen Erregungsgesetze. PFLÜGER's Archiv Bd. 65, P. 518, 1897.

154) ———, Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen.

PFLÜGER's Archiv Bd. 66, P. 439, 1897.

155) LUCAS, K., The "all or none" contraction of the amphibian skeletal fibre. Journ. of Physiol. Vol. 38, P. 113, 1909.

156) LUDLOFF, R., Untersuchungen über den Galvanotropismus. PFLÜGER's Archiv Bd. 59, P. 525, 1895.

157) LUTZ, C., Untersuchungen über reizbare Narben. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3, P. 289, 1911.

158) MAC DOUGAL, D. T., Über die Mechanik der Windungs- und Krümmungsbewegungen der Ranken. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 14, P. 151, 1896.

159) ———, The mechanism of curvature of tendrils. Ann. of Bot. Vol. 10, P. 373, 1896.

160) ———, The mechanism of movement and transmission of impulses in *Mimosa* and other sensitive plants. Bot. Gaz. Vol. 22, P. 293, 1896.

161) ———, Transmission of impalses in *Biophytum*. Bot. Zentralbl. Bd. 77, P. 297, 1899.

162) MASAI, Y., Über die Wiederholung der Reaktionen von *Mimosa pudica* (Japanisch), Tokyo Igakkai Zasshi Vol. 27, 1913.

163) MATSUMURA, J., Index Plantarum Japonicarum. Tokyo 1902-12.

164) MC CLENDON, J. F., Ein Versuch amöboide Bewegung als Folgeerscheinung des wechselnden elektrischen Polarisationszustandes der Protoplasmahaut zu erklären. PFLÜGER's Archiv Bd. 140, P. 271, 1911.

165) ———, The increased permeability of striated muscle to ions during contraction. Amer. Jour. of Physiol. Vol. 29, P. 302, 1912.

166) MIYOSHI, M., Notes on the irritability of the stigma. Journ. of t. Coll. of Sci. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 4, P. 205, 1891.

167) ———, Über Chemotropismus der Pilze. Bot. Zeit. Bd. 52, P. 1, 1894.

168) ———, Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora Bd. 78, P. 76, 1894.

169) MOISESCU, N., Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskops zur Bestimmung der Reaktionszeit. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 23, P. 364, 1905.

170) MÜLLER-HETTLINGEN, J., Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. PFLÜGER's Archiv Bd. 31, P. 193, 1883.

171) MUNK, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der *Dionaea muscipula*. (Ref. JUST's bot. Jahresb. Bd. 4, P. 734, 1876.

172) NAGEL, W., Beobachtungen über das Verhalten einiger wirbellosen Tiere gegen galvanische und faradische Reizung. PFLÜGER's Archiv Bd. 51, P. 624, 1892.

173) ———, Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. PFLÜGER's Archiv Bd. 53, P. 332, 1893.

174) ———, Über Galvanotaxis. PFLÜGER's Archiv Bd. 59, P. 603, 1895.

175) NATHANSOHN, A. und E. PRINGSHEIM,—Über die Summation intermittierender Lichtreize.

Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45, P. 137, 1908.

176) NĚMEC, B., Die Beobachtung der fibrillären Strukturen bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl. Bd. 21, P. 529, 1901.

177) OKER-BLOM, M., Eine Normal-Elektrode für physiologische Zwecke. PFLÜGER's Archiv Bd. 79, P. 534, 1900.

178) ———, Tierische Safte und Gewebe in physikalisch-chemischer Beziehung. IV. Die elektromotorischen Erscheinungen am ruhenden Froschmuskel. PFLÜGER's Archiv Bd. 84. P. 191, 1901.

179) OLIVER, F. W., Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 5, P. 162, 1887.

180) OSTERHAUT, W. J. V., The permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Science N. S. Vol. 35, P. 112, 1912.

181) ———, Reversible changes in permeability produced by electrolytes. Science N. S. Vol. 34, P. 350, 1912.

182) PEARL, R., Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain infusoria to the electric current. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 4, P. 96, 1901.

183) PFEFFER, W., Über Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 9, P. 308, 1873.

184) ———, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. 1, P. 363, 1881-5.

185) ———, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. a. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. 1. P, 483, 1881-5.

186) ———, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 1, P. 524, 1883.

187) ———, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. 2, P. 582, 1886-8.

188) ———, Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35, P. 711, 1900.

189) ———, Pflanzenphysiologie. 2-Aufl. Leipzig 1904.

190) PLOWMAN, B., Electrical stimulation of plant growth. Science N. S. Vol. 29, P. 470, 1909

191) PORODKO, TH. M., Vergleichende Untersuchungen über die Tropismen. I. Das Wesen der chemotropen Bewegung bei den Pflanzen. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 30, P. 16, 1912.

192) ———, Vergleichende Untersuchungen über die Tropismen. II. Thermotropismus der Pflanzenwurzeln. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 30, P. 305, 1912.

193) ———, Vergleichende Untersuchungen über die Tropismen. III. Das Wesen der traumatropen Erregung bei den Pflanzenwurzeln. Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. Bd. 30, P. 630, 1912.

194) PRATT, F. H., The excitation on microscopic areas; a non-polarizable capillary

electrode. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 43, P. 159, 1917.

195) PRATT, F. H., The all-or-none principle in graded response of skeletal muscle. Amer. Jour. of Physiol. Vol. 44, P, 517, 1917.

196) PRINGSHEIM, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

197) PÜTTER, A., Studien über Thygmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1900, Supp.-Bd. P. 243.

198) ———, Vergleichende Physiologie. Jena, 1911.

199) REINKE, J., Kreisen galvanische Ströme in lebenden Pflanzenzellen? PFLÜGER's Archiv Bd. 27, P. 140, 1882.

200) RISCHAWI, L., Zur Kenntnis über den sogenannten Galvanotropismus (Vorläufige Mitteilung). Bot. Zentralbl. Bd. 22, P. 121, 1885.

201) ROESLE, E., Die Reaktion einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschäge. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, P. 139, 1903.

202) ROLLETT, A., Über die Veränderlichkeit des Zuckungsverlaufes quergestreifter Muskeln bei fortgesetzter periodischer Erregung und der Erholung nach derselben. PFLÜGER's Archiv Bd. 64, P. 507, 1896.

203) ROSENTHAL, J., Die spezifischen Energien der Nerven. Biol. Zentralbl. Bd. 4, P. 54, 1884.

204) ROSSBACH, M. J. und K. HARNECKE, Muskelversuche an Warmblütern. II. Ermüdung und Erholung des lebenden Warmblütermuskels. PFLÜGER's Archiv Bd. 15, P. 1, 1877.

205) ROTHERT, W., Die Streitrage über die Funktion der Wurzelspitze. Eine kritische Literaturstudie. Flora, Bd. 79, P. 179, 1894.

206) ———, Über Heliotropismus. COHN's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. Bd. 7, P. 1, 1896.

207) ———, Die neuen Untersuchungen über den Galvanotropismus der Pflanzenwurzeln. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7, P. 142, 1908.

208) ROUX, W., Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryos. Über die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom, sowie über die Wirkung des elektrischen Stromes auf die Richtung der ersten Theilung des Eies. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 101, Abt. 3, P. 27, 1892.

209) ———, Über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den elektrischen Strom. PFLÜGER's Archiv Bd. 63, P. 542, 1896.

210) RUSS, CH., The electrical reaction of certain bacteria, and an application in the detection of Tubercle Bacilli in urine by means of an electric current. Proc. of t. Roy. Soc. of London. B, Vol. 81, P. 314, 1909.

211) RUTTEN-PEKELHARING, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes, (Ref. Bot. Zentralbl. Bd. 14, P. 535, 1910).

212) SACHS, C., Untersuchungen über Quer- und Längsdurchströmung des Froschmuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1874, P. 57.

213) SACHS, J., Beispiele geotropischer Krümmungen aufrecht wachsender Sprossachsen.

Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 3, P. 553, 1888.

214) SAMMET, R.,—Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, P. 611, 1905.

215) SCHELLENBERG, H. C., Untersuchungen über den Einfluss der Salze auf die Wachstumsrichtung der Wurzeln, zunächst an der Erbsen-Wurzel. Flora Bd. 96, P. 475 1906.

216) SCHENK, F., Physiologische Praktikum. Stuttgart 1895.

217) ———, Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und Kontraktion. PFLÜGER's Archiv Bd. 66, P. 241, 1897.

218) SCHOTT, J., Ein Beitrag zur elektrischen Reizung des quergestreiften Muskels von seinen Nerven aus. PFLÜGER's Archiv Bd. 48, P. 354, 1891.

219) SEWALL, H., On the effects of two succeeding stimuli upon muscular contraction. Journ. of Physiol. Vol. 2, P. 164, 1879.

220) SHIBATA, K., Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, P. 561, 1905.

221) ———, Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49, P. 1, 1911.

222) STATKEWITSCH, P.,—Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. I. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4, P. 296. 1904.

223) ———, Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. II. und III. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, P. 511, 1905.

224) ———, Galvanotropismus und Galvanotaxis der Ciliata. IV. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6, P. 13, 1907.

225) ———, Galvanotropismus und Galvanotaxis. V. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6, P. 24, 1907.

226) STEINACH, E., Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. PFLÜGER's Archiv Bd. 125, P. 239 und P. 290, 1908.

227) STRASBURGER, E., Über Plasmaverbindungen planzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36, P. 493, 1901.

228) STONE, G. E., Influence of electricity on microorganisms. Bot. Gaz. Vol. 48, P. 359, 1909.

229) THÖRNER, W., Die Ermüdung des markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd 8, P. 530, 1908.

230) TIEGERSTEDT, R., Physiologische Übungen und Demonstrationen für Studierende. Leipzig 1913.

231) TOMPA, A., Beiträge zur pflanzlichen Elektricität. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 12, P. 99, 1902.

232) TRENDELENGURG, W., Untersuchungen über das Verhalten des Herzmuskels bei rhythmischer elektrischer Reizung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1903. P. 271.

233) TRÖNDLE, A., Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrd. f. wiss. Bot. Bd. 48, P. 171, 1910.

234) TRUE, R. H., On the influence of sudden changes of turgor and of temperature on growth. Ann. of Bot. Vol. 9, P. 365, 1895.

235) TSCHIRJEW, S., Über die Nerven- und Muskelerregbarkeit. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1877, P. 489.

236) TUNMANN, O., Pflanzenmikrochemie, Berlin 1913.

237) VELTEN, W., Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora Bd. 56, P. 81, 1873.

238) ———, Einwirkung strömender Elektricität auf die Bewegung des Protoplasmas, auf den lebenden und toten Zellinhalt, sowie auf materielle Teilchen überhaupt. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. 73, Abt. 1, P. 343, 1876.

239) ———, Über die wahre Pflanzenelektricität. Bot. Zeit. Bd. 34, P. 273, 1876.

240) VERWORN, M., Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. PFLÜGER's Archiv Bd. 45, P. 1, 1889.

241) ———, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. II. PFLÜGER's Archiv Bd. 46, P. 267, 1890.

242) ———, Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom. III. PFLÜGER's Archiv. Bd. 62, P. 415, 1896.

243) ———, Die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom. IV. PFLÜGER's Archiv Bd. 65, P. 47, 1897.

244) ———, Allgemeine Physiologie. 5-Aufl. Jena 1909.

245) ———, Erregung und Lähmung, eine allgemeine Physiologie der Reizwirkungen. Jena 1914.

246) VINTSCHGAU, M. v., Die Reize für das Geschmacksorgan. HERMANN's Handbuch der Physiol. Bd. 3, Abt. 2, P. 181, 1880.

247) ———, Wirkung der Induktionsströme bei einigen langen intrapolaren Nervenstrecken. PFLÜGER's Archiv Bd. 40, P. 68, 1887.

248) VOLKMANN, A. W., Ermüdungsverhältnisse der Muskeln. PFLÜGER's Archiv Bd. 3, P. 372, 1870.

249) DE VRIES, H., Längswachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg. Bd. 1, P. 302, 1874.

250) WALLENGREN, H., Zur Kenntnis der Galvanotaxis. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, P. 341, 1874.

251) ———, Zur Kenntnis der Galvanotaxis. II. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, P. 516, 1903.

252) ———, Zur Kenntnis der Galvanotaxis. III. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, P. 22, 1904.

253) WALLER, A. D, The electrical effects of light upon green leaves, Proc. of. t. Roy. Soc. of London. Vol. 67, P. 129, 1901.

254) WALLER, A. D., Untersuchungen über pflanzliche Elektricität. Zentralbl. f. Physiol, Bd. 15, P. 480, 1902.

255) WERIGO, B., Die secundären Erregbarkeitsänderungen an der Kathode eines andauerand polarisierten Froschnerven. PFLÜGER's Archiv Bd. 31, P. 417, 1883.

256) WIENER, H., Erklärung der Umkehr des Muskelzuckungsgesetzes bei der Entartungsreaktion, auf experimenteller und klinischer Basis. Deut. Arch. f. klin. Med. Bd. 60, P. 264.

257) WARTMANN, J., Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeit. Bd. 45, P. 785, 1887.

258) WUNDT, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie. 5-Aufl. Leipzig 1902.

大正十二年三月廿五日印刷
大正十二年三月三十日發行

編纂兼發行者　九州帝國大學

東京市神田區美土代町二丁目一番地
印刷者　島連太郎

東京市神田區美土代町二丁目一番地
印刷所　三秀舍

東京市日本橋區通三丁目十四番地
賣捌所　丸善株式會社書店

Agent for the Sale of this Journal:

Z. P. MARUZEN & Co., Ltd.

Tōri Sanchōme, Nihombashiku,
TOKYO.

CONTENTS

All correspondences regarding this Journal should be addressed to the Director of the Department.